

Beiträge zur Kenntniss der Nuculiden.

I. Haut- und Muskelsystem.

(Aus dem zool. Institut zu Berlin.)

INAUGURAL-DISSERTATION

ZUR

ERLANGUNG DER DOCTORWÜRDE

VON DER PHILOSOPHISCHEN FACULTÄT

DER

FRIEDRICH-WILHELMS-UNIVERSITÄT ZU BERLIN

GENEHMIGT

UND

NEBST DEN BEIGEFÜGTEN THESEN

ÖFFENTLICH ZU VERTEIDIGEN

am 27. November 1897

VON

Walter Stempell

aus Berlin.

OPPONENTEN:

- Hr. Cand. med. Georg Tepling.
- Dr. phil. Benno Wandolleck.
- Dr. phil. Hermann Stadelmann.

BERLIN.

Buchdruckerei von Gustav Schade (Otto Francke).

Linienstr. 158.

Der vollständige, auch die Besprechung der übrigen Organe enthaltende Abdruck meiner Arbeit über die Nuculiden, sowie die Veröffentlichung der zu derselben gehörigen Tafeln wird mit Genehmigung der philosophischen Fakultät erst demnächst in den „Zoologischen Jahrbüchern“ erfolgen.

Einleitung.

Seit jeher hat unter den Lamellibranchiaten die kleine Gruppe der Nuculiden durch ihre vielfach abweichenden Formverhältnisse das Interesse der Zoologen erregt. So fand sie nicht allein vom conchyliologisch-systematischen Standpunkt aus eine häufige und eingehende Berücksichtigung, sondern auch die „Weichteile“ der hierher gehörigen Tiere wurden schon frühzeitig und so genau untersucht, als es die älteren Methoden erlaubten. Namentlich war es die dieser Gruppe so eigentümliche Gestaltung des Fusses, der Mundtentakel und Kiemen, auf welche zum Teil schon frühere Beobachter¹⁾ hingewiesen haben, ohne indess aus den gefundenen und häufig falsch gedeuteten Thatsachen weiterhin allgemeine Schlüsse zu ziehen. Setzten doch grade die Nuculiden auch in systematischer Beziehung durch die grosse Mannigfaltigkeit, die sie in der Bildung ihrer Siphonen zeigten, der Einordnung in die alten Gruppen der Siphoniaten und Asiphoniaten fast unüberwindliche Hindernisse entgegen!

So war es denn auch erst der neueren, vergleichenden Anatomie beschieden, die Frage nach der systematischen und phylogenetischen Stellung unserer Tiere befriedigend zu lösen. Die Discussion knüpfte sich zunächst an die Kiemenverhältnisse. Nachdem schon Leuckart (1848 p. 133) die der Nuculiden-Kieme so ähnliche Kammkieme von *Solenomya* als die ursprünglichste Form der Lamellibranchiaten-Kieme erkannt hatte, waren es Huxley (1877 p. 475) und v. Ihering (1877 p. 610 Fussnote), welche zuerst und gleichzeitig auf die primitive Gestaltung der Nuculiden-Kieme hinwiesen. Genauer wurde darüber aber erst bekannt, als Mitsukuri (1881 p. 585) die Kiemen von *Yoldia* und *Nucula* zum ersten Mal

¹⁾ Quoy und Gaimard (1834), Deshayes (in Lamarcks Hist. nat. 1835, 1839—1853 und 1848), Garner (1841), Philippi (1845), Lovén (1846), Woodward (1851—1856), Clark 1855), Sars (1872) u. a.

mit Hilfe der neueren Methoden eingehender untersuchte und, indem er ihre primitive Form erkannte, im Anschluss an die Peckschen Untersuchungen (1877 p 43) anderer Muschelkiemen nachwies, dass die betreffenden Organe der Nuculiden gewissermassen das ursprüngliche Grundschema darstellen, auf welches sich die höher differenzierten Kiemenformen der übrigen Lamellibranchiaten leicht zurückführen lassen. Schon damals erschien daher vielen (Ray Lankester 1883 p. 685, Sharp 1888 p. 122) ein in phylogenetischer Hinsicht hohes Alter der Nuculiden als ziemlich gewiss, und es sollten auch erneute Bestätigungen dieser Ansicht nicht allzu lange auf sich warten lassen. Einmal war es Pelseener, der (1888 p 11, 34, 37, 39 u. 1889) durch das Studium der Kieme von *Malletia* und anderen Nuculiden nicht nur zu dem gleichen Resultat wie Mitsukuri gelangte, sondern demselben auch noch eine weitere, phylogenetische und systematische Bedeutung verlieh, und ferner Ménégauz (1889a p. 133, b p. 137 und 1890 p. 239), der beinahe gleichzeitig mit Pelseener ganz dieselben Ansichten äusserte. Waren so auch die Kiemen und die äusseren Organisationsverhältnisse der Nuculiden übereinstimmend als primitive erkannt, so fehlten doch zur Zeit, abgesehen von einer kleinen Notiz Ménégauz's (1889a p. 133) über das Herz von *Nucula nucleus*, noch alle genaueren Kenntnisse über den ganzen inneren Bau jener Tiere. Das Verdienst, auch darüber zuerst weitere Aufklärungen gegeben zu haben, gebührt nun wiederum Pelseener, der (1891 p. 153 u. f.) auf Grund umfangreicher, vergleichend anatomischer Untersuchungen nicht nur zu einer erneuten Bestätigung der früheren, die Kiemen betreffenden Resultate kam, sondern auch in den übrigen Organisationsverhältnissen der Nuculiden primitive Zustände erblickte. Auf dieser breiteren Basis begründete Pelseener sein System, indem er die Nuculiden und Solenomyiden als niederste Ordnung der Lamellibranchier unter dem Namen „Protobranchier“ zusammenfasste und sie an die Wurzel des Stammbaums der Muscheln stellte (1889 u. 1891 p 274, 275, 279). Es ist bemerkenswert, dass ungefähr in derselben Zeit auch einige Forscher, die als Konchyliologen und Palaeontologen von ganz anderen Gesichtspunkten geleitet waren, in betreff der Nuculiden zu denselben Endergebnissen gelangten: Dall, der (1889 p. 458) in den Nuculiden sehr alte Formen erblickte, ferner Jackson, der (1890 p. 391) als Resultat seiner Untersuchungen über die Prodissoconcha vieler Muscheln eine „nuculoide Stammform“ derselben aufstellte und besonders Neumayr, der (1884 p. 410 u. 1891 p. 756, 757), ausgehend von der Bildung des Schlosses, in den Arciden und Nuculiden die unmittelbaren Nachkommen der uralten Palaeoconchen zu erkennen vermeinte.

Unzweifelhaft haben wir durch die Pelseneer'schen Forschungen, die in betreff der Nuculiden durch die Palaeontologen eine so wertvolle Bestätigung fanden, und deren systematische und phylogenetische Resultate seitdem in dieser Hinsicht auch von zahlreichen Autoren¹⁾ acceptiert worden sind, sehr viel für unsere Erkenntnis gewonnen. Und liesse sich auch vielleicht vom Standpunkte einer allgemeinen, natürlichen Klassifikation der Tiere aus gegen die von Neumayr und Pelseneer aufgestellten Systeme als solche der Vorwurf einer gewissen Einseitigkeit erheben (cf. Grobben 1893 p. 41), so muss doch das gleiche phylogenetische Ergebnis, welches diese und so viele andere Forscher erzielten, grade durch die Verschiedenheit ihrer Methoden um so gesicherter erscheinen. Indem nun dieses Resultat der weiteren Forschung neue Bahnen weist, kann es unser Interesse für die Gruppe der Nuculiden nur erhöhen. Einmal legt es die Frage nahe, ob denn bei diesen niedersten Lamellibranchiaten, deren Schalen von den Conchyliologen und deren Weichkörper von den Anatomen als so primitiv gebaut erkannt wurden, nicht auch die Beziehungen zwischen Schale und Weichkörper sich besonders einfach gestalten. Abgesehen von dem Wert, den eine solche Untersuchungsmethode für die Erkenntnis vom Wesen und Wachstum der Molluskenschale an sich besitzt, dürfte sie auch grade in diesem Falle für die Lösung der vielumstrittenen Frage nach dem phylogenetischen Ursprung der Lamellibranchiaten insbesondere von einiger Bedeutung sein. Denn nur eine derartige Betrachtungsweise könnte uns einigermassen die Kluft überbrücken helfen, die grade bei einer so alten Tiergruppe wie den Bivalven zwischen der vergleichenden Anatomie und der palaeontologischen Forschung besteht.

Damit zusammenhängend ist aber gleichzeitig eine erneute, genauere Untersuchung und Darstellung der übrigen, uns bei den Nuculiden entgegentretenden anatomischen Verhältnisse geboten; zumal Pelseneer — dem gross angelegten Stil seiner Arbeit entsprechend — von diesen Dingen nur eine ziemlich kurze und fast aller Details entbehrende Beschreibung gegeben hat.

Von solchen und ähnlichen Gesichtspunkten bin ich bei der nachfolgenden Arbeit geleitet worden. Die Anregung zu derselben verdanke ich Herrn Professor Dr. Plate, der mich aufforderte, das von ihm auf seiner chilenischen Reise gesammelte und konservierte Material an Nuculiden zu untersuchen. Es ist mir eine angenehme

¹⁾ Grobben (1893 p. 33 u. 1894 p. 66), Korschelt und Heider (1893 p. 966 u. 1175), Woodward (1893 p. 158), Lang (1894 p. 580, 581, 664, 665), Rice (1897 p. 46) u. a.

Pflicht, Herrn Geh. Regierungsrat, Professor Dr. Franz Eilhard Schulze für die gütige Ueberlassung eines Arbeitsplatzes an dem von ihm geleiteten, hiesigen zoologischen Institut, besonders aber Herrn Professor Dr. Plate für die stets bereite, freundliche Beihülfe durch Rat und That, die er mir während der Arbeit bewiesen hat, auch an dieser Stelle meinen ergebensten und herzlichsten Dank auszusprechen. Ebenso haben mich die Herren Professor von Martens, Privatdozent Dr. Rawitz, Kustos Dr. von Mährenthal und Privatdozent Dr. Heymons für die Freundlichkeit, mit der sie mir in jeder Weise behülflich waren, zu vielem Danke verpflichtet. —

Material und Untersuchungsmethode.

Zur Untersuchung gelangten zunächst zwei, in bezug auf ihre Anatomie noch unbekannte, chilenische Formen: *Leda sulculata* Gould¹⁾ und *Malletia chilensis* Des Moulins²⁾. Die erstere wurde im November und Dezember 1894 bei Calbuco, die letztere im Juli desselben Jahres bei Talcahuano in einer Tiefe von ca. 10 Faden gedredgt. Konserviert wurden die Tiere teilweise nach Zerschneidung der Schalen in Chromsäure, teilweise auch in Alkohol. Da im Laufe der Arbeit sich zahlreiche Differenzen mit den Angaben

¹⁾ Unter dem Namen *Nucula sulculata* wird von Gould (1852 p. 424 pl. 37 Fig. 539a—e) die Schale beschrieben. Die von Mabilie und Rochebrune (1889 p. 113 pl. 8 Fig. 3 a—c) als *Leda orangica* aufgestellte Species kann wohl nur als eine Farbenvarietät von *Leda sulculata* Gould aufgefasst werden. Wenigstens war es mir nicht möglich, zwischen den Beschreibungen und Abbildungen beider Arten tiefgreifende Unterschiede zu konstatieren, und ausserdem befinden sich unter den mir vorliegenden Exemplaren auch einige Stücke, die eine stärker ausgeprägte, orangegelbe Färbung der ventralen Schalenoberfläche zeigen, ohne sich sonst irgendwie wesentlich von den übrigen zu unterscheiden.

²⁾ Des Moulins giebt (1832 p. 90 Fig. 1—8) neben einer vom Sammler der Species, Kapitain Mallet, herrührenden, sehr unvollständigen Beschreibung der Weichtheile (p. 85) lediglich eine Diagnose der Schale. Diese Art ist nach Deshayes (1843—1850 p. 269), Reeve (1870 pl. 1 Fig. 2a u. b) und anderen synonym mit *Solenella Norrisii* Sowerby (1832 p. 187). Obgleich in einer Notiz von Deshayes (1843—1850 p. 269) die Priorität, welche aus der Jahreszahl nicht hervorgeht, Sowerby zugesprochen wird, so habe ich in dieser Arbeit doch den Des Moulins'schen Namen acceptiert, da die Beschreibung des letzteren vom 15. Januar 1832 datiert ist, während die Sowerby'sche erst am 11. Dezember publiziert wurde.

Pelseneers (1891) herausstellten, so wurde in den wichtigsten Punkten auch noch eine Nachuntersuchung der von jenem beschriebenen Species *Nucula nucleus* L. und *Leda pella* L. vorgenommen, wozu ich durch Sublimatlösung fixiertes Material aus der zoologischen Station in Neapel erhielt. Um ferner über die äussere Konfiguration der sogenannten „Mantelfortsätze“ eine allgemein gültige Ansicht zu gewinnen, wurde ausserdem eine Anzahl — sonst ungenügend konservierter, aber in dieser Hinsicht noch brauchbarer — Stücke der Species *Leda pernula* Müll., *Leda buccata* Stotrp. und *Leda pygmaea* Möller untersucht, die ich teilweise aus der Materialsammlung des zoologischen Instituts, teils auch durch gütige Vermittlung des Herrn Professor von Martens aus der zoologischen Sammlung des hiesigen Kgl. Museums für Naturkunde bekam. Endlich hatte Herr Privatdozent Dr. Rawitz die Freundlichkeit, mir eine Querschnittserie durch *Leda commutata* Phil. zur Verfügung zu stellen.

Bei der Kleinheit der Tiere konnte die Untersuchung, besonders diejenige der inneren Organisation, natürlich vorzugsweise nur mittelst lückenloser Schnittserien erfolgen. Da es mir überall darum zu thun war, auch den Zusammenhang zwischen Weichteilen und Schale zu studieren, so wurden die Tiere nicht mechanisch aus derselben entfernt, sondern zum Zweck der Entkaltung 24 Stunden lang in ein Gemisch von Pikrinsalpetersäure und 10% reiner Salpetersäure eingelegt, welches alle vorher gut fixierten, histologischen Details völlig unverändert liess. Nachdem dann die Säure 48 Stunden lang durch 60% Alkohol ausgewaschen worden war, wurden die Objecte meist in toto mittelst Grenacherschen Haematoxylin durchgefärbt und in der üblichen Weise in Paraffin eingebettet in Schnittserien zerlegt, die je nach Bedürfnis in transversaler, sagittaler oder frontaler Richtung geführt wurden. Die mit Eiweiss und Wasser aufgeklebten Schnitte erfuhren dann noch in einigen Fällen eine besondere Nachfärbung durch Orange G, Eosin oder Boraxkarmin. Da zum genaueren Studium des Ligaments und seiner Verbindung mit dem Weichkörper die Paraffineinbettungsmethode meistens versagte, so wurden zu diesem Zwecke noch einige Exemplare in Celloidin eingebettet und geschnitten — eine Methode, welche vorzügliche Resultate ergibt und auch schon von Felix Müller (1885 p. 211) für den genannten Zweck bestens empfohlen wurde. —

Specielle Beschreibung.

Da mehr oder minder vollständige Beschreibungen und Abbildungen der Weichteile und allgemeinen, äusseren Organisationsverhältnisse vieler Nuculiden bereits von zahlreichen Autoren¹⁾ gegeben sind, so kann ich sogleich zur speciellen Beschreibung übergehen. Ich habe dieselbe der Uebersichtlichkeit halber, und um Wiederholungen zu vermeiden, nach Organsystemen geordnet; es sei noch bemerkt, dass die folgenden Angaben sich überall da, wo keine weiteren Zusätze gemacht sind, zunächst nur auf *Leda sulculata* und *Malletia chilensis* beziehen.

I. Haut- und Muskelsystem.

Unter dem Epithel, welches die nach der Mantelhöhle zu gerichtete Ventralseite des Körpers bekleidet, befindet sich eine im vorderen Körperabschnitt ziemlich kräftig entwickelte, in den hinteren Körperregionen dagegen nur wenig hervortretende Hautmuskulatur, deren Fasern meist in der Längsrichtung des Körpers verlaufen. Die Kerne der einzelnen Muskelzellen liegen von einem kleinen Protoplasmahofe umgeben central, während die kontraktile Substanz vorwiegend peripher entwickelt ist — Verhältnisse, wie man sie auch an den meisten übrigen Muskeln des Körpers wiederfindet. Umsponnen und zusammengehalten werden die Muskelfasern durch ein retikuläres Bindegewebe, das besonders zwischen Hautmuskulatur und Basis des Epithels eine starke Membran bildet. Am vorderen Ende des Körpers geht die Hautmuskulatur in die Muskulatur des Mantels über, und man darf wohl annehmen, dass die letztere ganz von ihr abstammt.

¹⁾ Quoy und Gaimard 1834 p. 472, pl. 78, Fig. 5—10: *Yoldia*; Deshayes 1835 in Lamarcks Hist. nat. p. 503, 1839—1853 p. 261 u. ff., 1848, pl. 115, 126 u. 127: *Nucula*, *Leda*, *Malletia*; Garner 1841 p. 88, pl. 18, Fig. 3 u. 4: *Nucula*; Möller 1842 p. 18: *Nucula*, *Leda*, *Yoldia*; Philippi 1845 p. 192 u. 193, Fig. 24 bis 28: *Nucula*, *Leda*; Lovén 1846 p. 34: *Nucula*, *Leda*; Woodward 1851—1856 p. 269—271, Fig. 182: *Nucula*, *Leda*, *Yoldia*, *Malletia*; Clark 1855 p. 69: *Nucula*, *Leda*; Sars 1872 p. 24 u. 25, pl. 3, Fig. 20, 1878 p. 40 u. 41: *Yoldia*; Mitsukuri 1881 p. 595 u. 600, pl. 34, Fig. 1: *Nucula*, *Yoldia*; Thiele 1886 p. 246, Fig. 17 u. 18: *Nucula*, *Leda*; Fischer 1887 p. 981 u. ff., Fig. 747 u. 749: *Nucula*, *Leda*, *Yoldia*, *Malletia*; Pelseneer 1888 p. 8 u. 11, pl. 1, Fig. 7, 1891 p. 154, 168 u. 173, Fig. 1: *Nucula*, *Leda*, *Yoldia*, *Malletia*.

Der ventrale, freie Mantelrand erscheint gegen den übrigen, äusserst dünnhäutigen Teil des Mantels etwas verdickt und ist, wie ich wegen der gegenteiligen Angabe Pelseneers (1891 p 229) bemerke, sowohl bei *L. sulculata* und *M. chilensis* als auch bei *L. pella* glatt und ungezähnt. Dagegen besitzt er im allgemeinen drei Längsduplikaturen: eine Aussen-, Mittel- und Innenfalte. Die erstere, welche bei *L. sulculata* ziemlich klein, bei *M. chilensis* bedeutend grösser ist, erscheint von einem hohen Epithel bekleidet, indem das flache Epithel der äusseren Mantelfläche nach dem Rande zu allmählich höher wird und auf der Aussenfläche der genannten Falte seine grösste Höhe erreicht. Zwischen den indifferenten Zellen dieses Epithels bemerkt man bei *L. sulculata* einzelne, bauchig aufgetriebene Drüsenzellen, deren runder Kern immer basal gelegen ist, und deren heller Inhalt sich mit Hämatoxylin oder anderen Farbstoffen nur wenig färbt. Ueber die physiologische Bedeutung der genannten Drüsen lässt sich bei *L. sulculata* wenig Sicheres aussagen, dagegen scheint es mir, als ob das Verhalten ganz ähnlicher, bei *M. chilensis* vorkommender Zellen darüber wenigstens einen indirekten Aufschluss giebt. Hier findet man nämlich an den entsprechenden Stellen auch hellere Drüsenzellen, die sich von den beschriebenen aber dadurch unterscheiden, dass sie mit zahlreichen, in Hämatoxylin, Orange G, Eosin und Boraxkarmin unfärbbaren und stark lichtbrechenden Körnchen vollständig angefüllt sind¹⁾. Diese Körnchen verschwinden unter Zurücklassung geringer Reste, wenn man die Schnitte mit starker Salzsäure behandelt, ohne dass sich dabei eine Kohlensäure-Entwicklung bemerkbar machte. Da solche Drüsenzellen auch noch weiter entfernt vom Mantelrand zwischen den niedrigen Epithelzellen der äusseren Mantelfläche hier und da auftreten, während sie unterhalb des Ligaments vollständig fehlen, so wird man wohl annehmen dürfen, dass jene Tröpfchen von der Lösung irgend eines organischen Kalciumsalzes gebildet werden, aus welcher durch die Kohlensäure des Wassers unlösliches Kalciumkarbonat in die Schale zwischen die Konchiolinhäutchen niedergeschlagen wird. Eine ähnliche Ansicht über die Bildung der Schale ist schon durch C. Schmidt (1845 p 56—60) und v. Hessling (1859 p 260) näher formuliert worden; indem diese Autoren aber an dem betreffenden Sekretionsvorgang die sämtlichen Zellen des äusseren Mantelepithels gleichmässig beteiligt sehen, sind sie zu der Annahme eines „basischen Kalk-

¹⁾ Wahrscheinlich ist, dass alle diese Drüsenzellen den von Tullberg (1881 p. 22 Taf. 5 Fig. 3c, Taf. 6 Fig. 5 u. 6) in der äusseren Mantelfläche von *Mytilus* gefundenen „körnigen“ Zellen entsprechen.

albuminates“ gezwungen, welches durch die Epithelzellen secerniert werde, und aus dem nicht nur durch Abspaltung das Kalciumkarbonat, sondern auch die organische Substanz, das Konchiolin der Schale, hervorgehen soll. Bei unserer mangelhaften Kenntniss von der chemischen Struktur der Eiweisskörper fehlt aber dem Begriff eines solchen Kalkalbuminates vorläufig noch jeder reale Boden, und es erscheint daher wohl geraten, sich vor der Hand mit der Erklärung zu begnügen, dass die Konchiolinhäutchen sich als einfache, Kufikula-ähnliche Sekretionsprodukte des indifferenten Mantelepithels bilden, während der zum Aufbau der Schale nötige Kalk — vielleicht ursprünglich als Kalciumsalz einer organischen Säure — von bestimmten Kalkzellen der äusseren Manteloberfläche secerniert wird. Wenn solche, besonders zu Kalkzellen differenzierte Zellen des äusseren Mantelepithels bisher bei den meisten Lamellibranchiaten nicht konnten aufgefunden werden, so ist das ja kein absoluter Beweis dafür, dass sie in Wirklichkeit nicht existieren. Gerade das Vorkommen derartiger Drüsen bei einer so wenig spezialisierten und obendrein so dünnchaligen Form wie *M. chilensis* lässt wohl den Induktionsschluss berechtigt erscheinen, dass spezifische Kalkzellen — wenn auch vielleicht in modifizierter Gestalt — bei allen Lamellibranchiaten vorhanden sein mögen. — Der Vorgang der Sekretion des Kalkes selbst steht bei *M. chilensis* jedenfalls in engem Zusammenhang mit dem Wachsen des ganzen, umliegenden Epithels. Da man nämlich die einer Sekretzelle benachbarten Zellen oft auch an solchen Stellen stark seitlich zusammengedrückt findet, wo die Sekretzelle die übrigen Epithelzellen an Breitendurchmesser keineswegs sehr bedeutend übertrifft, so muss man annehmen, dass jene Kompression der Nachbarzellen nicht allein durch die Grössenzunahme der Sekretzelle selbst, sondern auch durch den Seitendruck des übrigen, wachsenden Epithels zu stande kommt — was schliesslich die Ausstossung des Sekretes mag zur Folge haben. Die Bildung der Kalkzellen erfolgt vermutlich durch Umwandlung gewöhnlicher Epithelzellen in solche; wenigstens findet man häufig Zellen, die sonst vollkommen den übrigen, indifferenten gleichen, aber bereits in ihrem Protoplasma Einlagerungen stark lichtbrechender Körner zeigen.

An der Aussenfläche der Mittelfalte findet sich bei *L. sulculata* und *M. chilensis* ein auffallend niedriges Epithel, dessen Zellen zu ihrer Basalmembran schräg nach der Spitze der Falte hin geneigt sind: es ist dies die Ursprungs- und Bildungsstätte des Periostrakums. Die Grenzen dieser Zellen gegeneinander sind ziemlich verwischt; eine Auflösung ihres distalen Protoplasmas in zahlreiche, sich zum

Periostrakum zusammenlegende Fäden, wie es Rawitz (1892 p. 188 u. 190 Fig. 59 u. 60) bei *Arca Noae* und anderen Formen gesehen hat, tritt hier nirgends deutlich hervor. An der Spitze der Mittelfalte geht das Epithel wieder in eine hochcylindrische Form über, die es auch am übrigen Teil des Mantelrandes beibehält. Bei *Nucula nucleus* liegen die Verhältnisse insofern etwas anders, als hier das Periostrakum nur von den zwei proximalen Dritteln der Aussenfläche der Mittelfalte¹⁾ entspringt, und dass an seiner Bildung auch noch ein Wulst hoher Epithelzellen beteiligt ist, der sich an der Innenfläche der Aussenfalte befindet und dem eigentlichen Periostrakal-Epithel dicht anliegt (cf. auch Rawitz 1892 p. 190 u. 191, Fig. 60). Da nun *Nucula nucleus* auch in der sonstigen Differenzierung seines Mantelrandes unzweifelhaft tiefer steht wie *L. sulculata* und *M. chilensis*, so scheint es, als ob bei diesen letzteren, höher entwickelten Formen im allgemeinen eine Ausbreitung der Bildungsstätte des Periostrakums und zugleich eine Verlagerung derselben allein auf die Aussenfläche der Mittelfalte stattgefunden habe — wie dies auch in ähnlicher Weise aus den vergleichenden, an anderen Muscheln ausgeführten Untersuchungen von Rawitz (1892 p. 209—210) hervorgeht.

Das Periostrakum selbst erscheint nach dem Gesagten als ein Gebilde, welches durch Sekretion der Zellen, denen es anliegt, entstanden ist. Vielleicht geht mit dieser Sekretion auch noch eine Umwandlung der distalen Abschnitte jener Zellen Hand in Hand; eine Annahme, die wenigstens durch den festen Zusammenhang zwischen dem Periostrakum und seiner Matrix wahrscheinlich gemacht wird²⁾. An der Basis dieser Matrix setzen sich einige Muskelfasern

¹⁾ Ich muss im Gegensatz zu Pelseneer, der (1891 p. 155 u. 229) den Mantelrand von *Nucula nucleus* als faltenlos bezeichnet, hier hervorheben, dass der im übrigen drüsenlose Mantelrand dieser Species nicht allein deutlich die erwähnten, typischen drei Falten zeigt, sondern ausserdem sogar noch eine vierte, nach aussen vor der Aussenfalte gelegene. Allerdings betrachte ich diese kleine Falte nur als einen gesonderten Teil der Aussenfalte, wozu ich durch den Vergleich mit den übrigen, von mir untersuchten Formen, denen sie fehlt, wohl berechtigt bin.

²⁾ Aus diesem Grunde kann ich auch Ehrenbaum, der (1885 p. 37) das Periostrakum als ein reines Sekretionserzeugnis auffasst, nicht vollkommen beistimmen. Und wenn andererseits Rawitz (1892 p. 211) im Periostrakum ein allein durch Umwandlung des distalen Zellplasmas selbst entstandenes Produkt sieht, so hat eine solche Determination zwar im Hinblick auf die von dem genannten Forscher an *Arca*, *Mytilus* und anderen Formen gemachten Beobachtungen entschieden ihre Berechtigung; es darf aber doch nicht vergessen werden, dass man — streng genommen — auch in allen diesen Fällen ohne die Annahme

an; nirgends findet aber eine direkte Verbindung derselben mit dem Periostrakum statt, wie dies Felix Müller (1855 p. 231) bei *Anodonta* und *Unio* gesehen hat.

Die Innenfläche der Mittelfalte und die Innenfalte, die häufig aus zwei kleinen Falten zusammengesetzt ist und sich besonders in der Gegend der Siphonen stark verdickt, zeigen in der Struktur ihres überall annähernd gleich hohen und auf der Innenfläche der Innenfalte deutlich bewimperten Epithels bei *L. sulculata* keine weiteren Besonderheiten¹⁾, bei *M. chilensis* dagegen trifft man hier — besonders zwischen Mittel- und Innenfalte — einzellige, epitheliale Drüsen an, deren in Tropfen zerfallener Inhalt sich mit Haematoxylin ziemlich stark zu färben pflegt, und welche daher als Mucindrüsen anzusprechen sind. Dasselbe gilt auch von andern, ebenfalls an dieser Stelle und besonders an der ventralen Innenfläche des Mantels häufig vorkommenden, einzelligen Drüsen, die sich oft bis weit in das subepitheliale Bindegewebe hinein erstrecken. Die physiologische Bedeutung aller dieser Mucindrüsen ist jedenfalls, wie auch Rawitz (1888, 1890 u. 1892) von ähnlichen Bildungen vermutet, die eines Schutzorgans, indem sie in die Mantelhöhle an dieser Stelle eindringende Fremdkörper durch Umhüllung mit Schleimmassen unschädlich machen.

Die Muskulatur des Mantelrandes besteht bei den untersuchten Formen neben Fasern, die von der inneren zur äusseren Mantelfläche ziehen, und solchen, die dem Mantelrande parallel gerichtet sind, hauptsächlich aus Bündeln, die senkrecht zu diesem verlaufen. Die letzteren bilden eine schwächere, äussere und eine stärkere, innere Schicht, die dicht unter den beiderseitigen Epithelien entlang ziehen und auch die von der Bildungsstelle des Periostrakums herkommenden Fasern in sich aufnehmen. Dorsalwärts setzt sich die ganze Muskelmasse nach aussen hin durch Vermittlung des auch hier nirgends unterbrochenen Epithels an der Schale an, an deren Innenfläche sie durch ihre Anheftungslinie die bekannte „Mantellinie“ erzeugt. Nach hinten zu gehen diese Muskeln teilweise in den *Musculus retractor siphonum*, teilweise auch in die erwähnte, stark muskulöse, hintere Verdickung der Innenfalte über.

eines Sekretionsvorganges nicht gut auskommt, welcher, neben der faserigen Metamorphose des Zellplasmas einhergehend, die zum festen Zusammenschluss der einzelnen Primitivfibrillen unbedingt nötige Kittsubstanz zu liefern hätte. —

¹⁾ Bei *Nucula nucleus* fand ich in den Epithelzellen der Innenfläche eine Menge gelben Pigmentes — was ich wegen der gegenteiligen Angaben Rawitz' (1890 p. 568) und Pelseneers (1891 p. 155 u. 229) hier nur beiläufig erwähnen will.

Die Siphonen zeigen in ihrem allgemeinen Bau bei den beiden untersuchten Species einige Verschiedenheiten. Grade an der kleinen Gruppe der Nuculiden bewährt sich recht deutlich der von Neumayr (1884 p. 386 u. 1891 p. 707) aufgestellte Grundsatz, dass die Siphonenbildung der Muscheln kein wichtiges, klassifikatorisches und phylogenetisches Merkmal abgeben könne. (cf. auch Pelseneer 1891 p. 272 u. 273.) —

Wie ich schon in einer vorläufigen Mitteilung über die Anatomie von *L. sulculata* (1897 p. 20) erwähnt habe, sind bei dieser Art sowohl der Branchial- als auch der Analsiphon ventralwärts offen. Die Grenze zwischen beiden wird nur durch zwei an den inneren Seitenwänden des gemeinschaftlichen Siphonolumens verlaufende Längswülste markiert, die sich aber mit ihren medialen Kanten nicht gegenseitig berühren, wenn das Lumen erweitert, d. h. die Siphonalmasse kontrahiert ist. Werden dagegen die Siphonen hervorgestreckt, so muss natürlich die damit verbundene Verengung ihres Lumens jene Wülste in nahe Berührung mit einander bringen, so dass auf solche Weise eine ziemlich vollständige Trennung der beiden Siphonolumina zu stande kommt. Dieser Verschluss wird nun noch dichter gemacht durch einen langen, dünnen Strang, welcher von dem sehr kernreichen Gewebe der letzten, verkümmerten Blättchen der linken Kieme ausgeht und sich ziemlich weit hinten an dem freien Rand eines jener Wülste¹⁾ ansetzt. Die erwähnte Funktion des eigentümlichen Gebildes wird dadurch noch verständlicher, dass es eine dreikantige Gestalt besitzt und dabei eine Kante ventralwärts kehrt. Sind die Siphonen kontrahiert, so liegt der Kiemensiphonalstrang im ventralen Teil des Analsiphos; strecken sich dagegen die Siphonen aus, so wird er angespannt und muss sich direkt mit seiner unteren Kante in die Furche legen, welche dann an der Berührungsstelle der Intersiphonalwülste gebildet wird.

Physiologisch betrachtet, darf jedenfalls angenommen werden, dass die Tendenz zu dieser eigenartigen Verwachsung von den Kiemen ausgeht und nicht von den Siphonen; dafür spricht einerseits die Thatsache, dass es immer die linke Kieme ist, die sich daran beteiligt, andererseits würde sich aber auch die grosse Variabilität in der Ansatzstelle des Kiemensiphonalstranges nicht anders erklären lassen. — Es mag dieser winzige Strang phylogenetisch gewissermassen die erste Etappe darstellen in jener langen Entwick-

¹⁾ In dieser Ansatzstelle herrscht einige Variabilität: bei zwei von mir untersuchten Exemplaren befand sie sich an dem rechten, bei fünf anderen an dem linken Intersiphonalwulste.

lungsreihe, welche endlich bei den specialisierteren Formen zu einer vollständigen Verwachsung der Kiemen mit dem Intersiphonalseptum führt.

Die Siphonen selbst erweisen sich, was ihre Anheftungsstellen am Mantel betrifft, als ziemlich weit von dem eigentlich freien Rande desselben nach vorn gerückt. Dieser Umstand, der schon von mehreren Beobachtern bemerkt worden ist und welcher wohl auch Deshayes dazu verführt hat, die Siphonen der Nuculiden als unächte zn bezeichnen, (1839—1853 p. 267), stellt vermutlich ein sekundäres Verhältnis dar. Morphologisch ist dasselbe nur so zu erklären, dass der Mantelrand von der ursprünglichen Verwachsungsstelle nach hinten weiter ausgewachsen ist. Eine solche Tendenz zu stärkerem Wachstum des hinteren, meist aus dem Sand oder Schlamm hervorragenden Körperendes zeigen ja viele Muscheln; und im vorliegenden Falle war damit auch entschieden ein Vorteil des Tieres verbunden, da so ein viel vollständigeres und leichteres Zurückziehen der Siphonen in die schützende Schale ermöglicht wurde.

Im einzelnen gestaltet sich der Zusammenhang der Siphonen mit der inneren Mantelfläche nun folgendermassen¹⁾. Vorn, ungefähr in der Gegend des hinteren Kiemenendes, beginnt die Siphonalmasse als zwei lateralwärts an der Innenfläche des Mantels hervortretende Wülste, die in ihrem Innern den Musculus retractor siphonum enthalten. Weiter nach hinten schiebt sich sozusagen von hinten her in jeden dieser Wülste ein vorn blind endigender Raum hinein, den ich als Siphonalkammer bezeichnen will. Daher besitzt die Siphonalmasse, die sich nun auch dorsalwärts durch eine transversale Scheidewand schliesst, von dieser Stelle ab zwei laterale Ansatzlinien an der inneren Mantelfläche: eine mehr dorsal und eine mehr ventral gelegene. Indem dann noch weiter nach hinten die ventralen Verwachsungslinien aufhören und die beiderseitigen Siphonalkammern sich dorsalwärts mit einander vereinigen, werden die Siphonen vollkommen frei. Dorsalwärts aber entsteht durch die erwähnte Vereinigung der Siphonalkammern ein selbständiges Septum, das hier einen Teil der Mantelhöhle abgrenzt, und welches ich seiner Lage wegen als Suprasiphonalseptum bezeichne. Der von diesem Septum ventralwärts begrenzte Raum endet in folge allseitiger Verwachsung desselben mit dem hinteren, dorsalen Dache der

¹⁾ Die folgende Beschreibung bezieht sich, da ich lediglich konservierte Exemplare vor mir hatte, im einzelnen natürlich nur auf die Verhältnisse der mehr oder minder stark kontrahierten Siphonen.

Mantelhöhle hinten blind; da sich in ihn das Rectum ergiesst, so wird man ihn füglich als Analkammer auffassen müssen. Dieselbe dient wohl als Reservoir für die Exkremente, welche in ihr so lange verbleiben mögen, bis bei Ausstreckung der Siphonen das Suprasiphonalseptum eine mehr transversale Stellung annimmt; was dann ein leichtes Hinabgleiten der Faeces in den Analsipho muss zur Folge haben. Auch die ventralen Verwachsungslinien der Siphonen mit den Seitenteilen des Mantels hinterlassen nach ihrem Aufhören gewissermassen nach hinten zu noch eine Spur: nämlich in Gestalt zweier Wülste, die oft ziemlich stark ausgebildet sind und sich bis zum hinteren Mantelrand erstrecken. Da diese Wülste zu vielen Missdeutungen Anlass gegeben haben und oft fälschlicher Weise für den Branchialsipho (Quoy und Gaimard 1834 p. 472; Deshayes 1839—1853 p. 261, 264; Sars 1872 p. 24 Fig. 20b; Pelseneer 1888 p. 8¹); Lang 1894 p. 618) oder gar für einen dritten Sipho (Woodward 1851—1856 p. 270) gehalten worden sind, so will ich sie der Deutlichkeit halber als Subsiphonalwülste bezeichnen.

Das in Bezug auf die Lage der Siphonen und ihre Verwachsung mit dem Mantel Gesagte gilt auch in gleicher Weise für *M. chilensis*; dagegen sind bei dieser Species, wie auch bei *L. commutata* und der von Pelseneer untersuchten *L. pella* die Siphonen beide als vollkommen geschlossene und mit einander innig verwachsene Röhren entwickelt. Dieselben sind besonders bei *M. chilensis* äusserst kräftig und können, wie mir Herr Professor Plate mitteilte, bis auf das Vierfache der Schalenlänge hervorgestreckt werden. — Bei *L. pella* und *M. chilensis* sind ferner beide Kiemen mit dem Intersiphonalseptum verwachsen. Bei der ersteren Species scheint diese Verwachsung am weitesten vorgeschritten zu sein; bei *M. chilensis* dagegen kann man deutlich verfolgen, wie der Verwachsungsprozess von hinten nach vorn durch die ganze Länge des Kiemensiphonalstranges fortschreitet. Durch Verschmelzung der beiden von den Kiemen kommenden Stränge entsteht nämlich auch hier ein unpaares Gebilde, das dem Intersiphonalseptum an dessen medialer, etwas verdünnter Partie als kleiner Wulst eine ziemlich lange Strecke weit dorsalwärts aufliegt. Aber nur in seinem hintersten Abschnitt ist dieser Wulst auch histologisch vollkommen mit dem Intersiphonalseptum verschmolzen, während weiter nach vorn innerhalb des Gewebes das ursprüngliche Oberflächenepithal des Septums noch ziemlich deutlich erhalten bleibt. Der eigentümliche Befund eines nur

¹) Inzwischen hat Pelseneer (1891 p. 175) die sich auf *M. pallida* Smith beziehende Angabe übrigens schon selbst zurückgenommen.

wenig modifizierten Epithels inmitten eines Gewebes deutet wohl zur Genüge darauf hin, dass die Verwachsung innerhalb der ganzen Länge des Stranges bei *M. chilensis* erst intra vitam erfolgt; und wir hätten darin eine Uebergangsform zwischen dem bei *L. sulculata* und dem bei *L. pella* beobachteten Verwachsungsmodus zu erblicken.

Jedenfalls geht aus dem Gesagten hervor, dass Verwachsungen zwischen Kiemen und Siphonen bei den Nuculiden eine mindestens häufige Erscheinung sind, und dass man dieselben nicht überhaupt in Abrede stellen kann, wie Pelseneer es — auch in Bezug auf *L. pella* — thut (1891 p. 169, 170 u. 241).

Was die Muskulatur der Siphonen anbelangt, so besteht sie der Hauptmasse nach aus längsverlaufenden Fasern, die den schon erwähnten, sich vorn an der Schale ansetzenden *Musculus retractor* Siphonum bilden. Histologisch ist dieser Retractor dadurch ausgezeichnet, dass in ihm Muskelfasern und Bindegewebe ziemlich streng getrennt sind, indem das letztere der Hauptsache nach zur Längsachse der Siphonen radiär gestellte Längssepten bildet. Dieselben zeigen eine deutlich fibilläre Struktur und ausserdem eine auffallende Häufung von Bindegewebszellen an derjenigen Stelle, wo sie den innerhalb der Retractormasse gelegenen, cirkulären Blut-sinus der Siphonen durchschneiden. Aehnliche Anhäufungen von Bindegewebszellen in der Umgebung von Blutbahnen findet man übrigens auch noch an anderen Stellen des Körpers, und es deutet dieser Umstand wohl auf innige Beziehungen hin, die zwischen Leukocyten und Bindegewebezellen bestehen mögen.

Ausser den Längsmuskeln sind nur noch schwache, dicht unter der äusseren und inneren Oberfläche der Siphonen verlaufende Ringmuskelzüge vorhanden.

Der unpaare Siphonaltentakel, dieses eigentümliche Gebilde, welches bereits von mehreren Autoren (Sars 1872 p. 24 Fig. 20c¹⁾; Brooks 1875 p. 81; Mitsukuri 1881 p. 601; Pelseneer 1888 p. 9 Fig. 7 j,

¹⁾ Was die von Pelseneer (1888 p. 9) ausgesprochene Meinung anbelangt, dass aus der Beschreibung von Sars (l. c.) hervorginge, dieser Forscher habe bei *Yoldia obtusa* Sars an jedem Mantellappen einen solchen Tentakel gesehen, so glaube ich, ist das doch nicht mit absoluter Sicherheit aus Sars' Worten zu entnehmen. Allerdings heisst es in der lateinischen Beschreibung (l. c. p. 25): „Animal tentaculis singulis in vicinia siphonum“, aber dieses „tentaculis singulis“ ist wohl nur als ein Lapsus linguae anzusehen, da Sars im englischen Text (l. c. p. 24) ausdrücklich sagt: „Between the two (scil. den Siphonen) there is observed a long filiforme appendage“ Ebenso ist auch in der Abbildung Fig. 20 nur ein Tentakel (c) gezeichnet. —

1891 p. 169 u. 173; Brooks und Gilman Drew 1896, p. 85 u. 86) bei Siphonen tragenden Nuculiden beschrieben worden ist, befindet sich auch bei den von mir untersuchten Species an der nämlichen Stelle: lateralwärts von den Siphonen: In seiner allgemeinen Lage tritt bei *L. sulculata* eine grosse Variabilität hervor; so befand er sich bei drei der daraufhin untersuchten Tiere auf der rechten, bei sechs andern auf der linken Seite der Siphonalmasse. Eine ähnlich wechselnde Lage dieses Organs ist schon von Pelseneer (1888 p. 9) bei *Yoldia isonota* v. Mart. und von Brooks und Gilman Drew (1896 p. 85 u. 86) bei *Yoldia limatula* Say und *Yoldia sapotilla* Gould beobachtet werden, und auch bei *L. pella* scheint er sich in gleicher Weise zu verhalten, da ich ihn hier auf der linken Seite fand, während Pelseneer (1891 p. 169) ihn als rechtsgelegen beschreibt. Bei *M. chilensis* endlich lag er zwar bei der Mehrzahl der Stücke auf der rechten, dagegen auch bei einem Exemplar auf der linken Seite. — Es muss also wohl diese Variabilität in der Lage — so unerklärlich sie an sich ist — doch den besonderen Eigentümlichkeiten des unpaaren Tentakels ebensogut zugerechnet werden wie der Umstand, dass er immer nur unpaar auftritt.

Was seine Befestigungsstelle am Mantel anbetrifft, so befindet sich dieselbe bei *L. sulculata* in der vorderen, ventralen Ecke der Siphonalkammer; bei *M. chilensis* ist sie ein wenig weiter nach hinten gerückt und liegt dorsalwärts vom Subsiphonalwulst. Ueber die Länge des unpaaren Tentakels vermag ich keine genauen Angaben zu machen, da er an den konservierten, mir vorliegenden Exemplaren meist stark kontrahiert war; jedenfalls kann er aber wie die Siphonen durch Blutschwellung weit aus der Schale hervorgestreckt werden. Innerviert wird er durch einen seinem Verbreitungsbezirk nach vorwiegend sensiblen Ast des Nervus pallialis posterior major. Hierbei ist zu bemerken, dass der Ursprung des Tentakelnerven aus dem Stammnerv zwar eine Strecke weit von der Basis des Tentakels entfernt liegt, dass es aber niemals zu der Bildung eines eigentlichen Tentakelganglions kommt — wie dies übrigens auch neuerdings von Brooks und Gilman Drew (1896 p. 86) in Berichtigung einer früheren Angabe Brooks (1875 p. 82) hervorgehoben wurde. Der erwähnte Nerv durchzieht den sich nach der Spitze zu allmählich verjüngenden Tentakel in ganzer Länge; er ist umgeben von zahlreichen Längsmuskeln und grenzt mit einer Seite an eine langgestreckte Blutlakune, die an der Basis des Tentakels mit den Lakunen der Siphonalmasse in Verbindung steht. Zwischen Nerv und Blutgefäss findet sich eine besonders starke Anhäufung von Bindegewebe, das gewissermassen als fester Achsenstab die Bedeutung zu haben

scheint, bei schnellen Kontraktionen des Organs den Nerv vor starken Zerrungen zu bewahren. Diese Bindegewebsmasse weist dabei einen ähnlichen Reichtum an zelligen Elementen auf, wie die Bindegewebssepta im Ringsinus der Siphonalmasse. — Über die Funktion des unpaaren Tentakels lässt sich wenig Sicheres aussagen; nur soviel ist wohl einigermaßen gewiss, dass er ein Tastorgan darstellt. Zwar kann ich nach dem mir zu Gebote stehenden konservierten Material nicht entscheiden, ob wirklich echte Sinneszellen, wie sie Brooks und Gilman Drew (1896 p. 85) gesehen haben wollen, im Epithel des Tentakels vorhanden sind, da sich ein Zusammenhang zwischen Epithelzellen und Nervenfasern nicht anders als durch Macerationspräparate feststellen lässt; aber die Thatsache der starken Innervierung des ganzen Organs spricht ja ohnehin deutlich genug dafür, dass es sensoriiellen Funktionen dient. Ist nun auch nicht zu bestreiten, dass der Ast des hinteren Mantelnerven, welcher den Tentakel versorgt, ebenfalls an die Wülste des hinteren Mantelrandes einige Fasern abgibt, so wird doch die von Brooks und Gilman Drew (1896 p. 86) aufgestellte Hypothese, dass der unpaare Tentakel nur als ein umgewandelter und nach vorn gerückter Randtentakel aufzufassen sei, schon deswegen sehr unwahrscheinlich, weil bei *L. sulculata* z. B. gar keine hinteren Randtentakel vorhanden sind. — Man wird sich daher vorläufig damit begnügen müssen, den unpaaren Tentakel als eine, ihrem Wesen nach noch nicht gänzlich aufgeklärte Bildung *sui generis* zu betrachten¹⁾.

Ich komme nun zu der Schilderung derjenigen Teile des Mantels, welche am Rücken des Tieres, im Bereiche des Schalen Schlosses liegen. Da dieselben bei *M. chilensis* viel primitivere Verhältnisse darbieten als bei den anderen Formen, so will ich mit jenen beginnen.

Verfolgt man den dorsalen Verlauf des Mantelrandes bei *M. chilensis* etwa an der vorderen Seite von vorn nach hinten, so sieht man, dass die Mantelränder hier zunächst gar nicht, wie so häufig bei anderen Muscheln, gleich in der Gegend des vorderen Schliessmuskels mit einander verwachsen, sondern sich längs der Rückenlinie des Tieres zwischen den Schalenrändern als zwei deutliche Falten bis ziemlich weit nach hinten erstrecken. Zwischen diesen

¹⁾ Da Pelseneer die von ihm früher (1888 p. 10) geäußerte Ansicht, dass der unpaare Tentakel ein Osphradium darstelle, schon inzwischen (1891 p. 270, Fussnote) selbst zurückgenommen hat, so brauche ich darauf nicht weiter einzugehen.

dorsalen, freien Mantelrändern, deren Innenfalten — besonders am hinteren Körperende in der entsprechenden Region — mit grossen, oft verästelten Papillen besetzt sind, befindet sich eine rinnenförmige Bucht, die also gewissermassen eine kleine dorsale Mantelhöhle vorstellt. Geht man weiter von vorn nach hinten, so bemerkt man, dass die Rinne allmählich kleiner wird, bis endlich die beiden sie begrenzenden, dorsalen Mantelfalten so nahe an einander rücken, dass die Innenfalten ihrer Ränder verschmelzen. Indem sich dann noch weiter nach hinten auch die Mittelfalten vereinigen, kommt es dazu, dass die Bildungsstätten des Periostrakums beider Seiten ebenfalls direkt in einander übergehen. An dieser Stelle beginnt, wie noch weiter unten auseinandergesetzt werden soll, das Ligament. Aber schon etwas vor derselben macht sich an den lateralen Wänden des so gebildeten Rückenwulstes durch das Auftreten der vorderen Schlosszähne eine weitere Differenzierung bemerkbar. Letztere wölben nämlich die ventrale, bedeutend verdünnte Partie des Rückenwulstes abwechselnd von links und rechts her kappenartig lateralwärts vor, ohne sie aber irgendwo zu durchbrechen; es ist also hier bei *M. chilensis* eine direkte Berührung der beiderseitigen Zahnreihen vollkommen ausgeschlossen. Da diese vorderen Schlosszahnreihen bei *M. chilensis* nur aus jederseits 5 Zähnen bestehen, so erstrecken sie sich nicht sehr weit nach hinten, sondern hören bald hinter dem vorderen Ende des Ligaments auf, und der Rückenwulst stellt sich hinter dieser Stelle wieder als eine einfache Erhabenheit dar. — Gleich hinter den Mittelfalten verschmelzen auch die Aussenfalten mit einander, und es muss also das hohe Cylinder-epithel, welches hinter dieser Stelle schliesslich dorsalwärts den Wulst bedeckt, als homolog mit demjenigen Epithel betrachtet werden, welches wir auf der Aussenfläche der Aussenfalte gefunden haben. Wie schon weiter oben bemerkt wurde, fehlen ihm aber hier unterhalb des Ligaments gänzlich die Kalkzellen. Obgleich dieses Epithel unter den verschiedenartigsten Schichten des Ligaments liegt und daher keineswegs überall das gleiche Sekret erzeugt, so bemerkt man doch in seinem Habitus keine bedeutenden Differenzen unter jenen verschiedenen Schichten; es ist vielmehr überall ziemlich gleichartig und verhält sich in dieser Hinsicht ebenso, wie das betreffende Epithel von *Mytilus*, welches schon von Tullberg (1881 p. 22) näher untersucht worden ist. Das, was am meisten auffällt, ist die bedeutende Höhe (bis 55μ !), zu welcher sich diese auf einer dicken Basalmembran aufsitzenden Zellen besonders unterhalb des sogenannten Ligamentknorpels erheben. Ihre schmalen Zelleiher sind meistens durch Interzellularräume seitlich ein wenig von ein-

ander getrennt¹⁾ und werden an einer Stelle von dem grossen, runden Kern fast vollständig ausgefüllt. Das Vorhandensein mehrerer Kerne in einer Zelle, wie es Tullberg (1881 p. 22, Taf. 4, Fig. 6) und Moynier de Villepoix (1892 c p. 505) bei *Mytilus* gefunden haben, vermochte ich an meinen Objekten hier nirgends zu konstatieren. Solche interepithelialen Muskeln und myoepithelialen Elemente, wie sie von Felix Müller (1885 p. 217) und Moynier de Villepoix (1892 c p. 493) unter dem inneren Ligamentbande von *Anodonta* beobachtet wurden, fehlen ebenfalls bei den in Rede stehenden Formen vollkommen — an dem Ligament setzen sich überhaupt keine Muskeln fest. Am Hinterende des Rückenwulstes, wo die Mantelränder ebenso wie vorn auseinanderweichen, geht das Epithel seiner dorsalen Fläche auch wieder in das hochcylindrische Epithel der Aussenfläche der Mantelrand-Aussenfalte über. Die hinteren Schlosszähne, die ja in viel grösserer Anzahl als die vorderen vorhanden sind und die schon ziemlich weit vorn ventralwärts vom Ligament beginnen, verhalten sich im übrigen zu dem Rückenwulst genau wie die vorderen, indem sie die ventralen, verdünnten Teile desselben lateralwärts kappenartig vorwölben, ohne dass es dabei irgendwo zu einer Durchbrechung käme.

Sehen wir nun zu, wodurch sich die dorsalen Mantelrandbildungen bei *L. sulculata* von den beschriebenen unterscheiden. Zunächst fällt ins Auge, dass hier vorn und hinten am Rücken sehr bald eine Vereinigung der freien Mantelränder zu stande kommt, indem die Innenfalten und teilweise auch die Mittelfalten mit einander verschmelzen; nur die beiderseitigen Bildungsstätten des Periostrakums bleiben ebenso wie bei *M. chilensis* bis zum vorderen, resp. hinteren Ende des Ligaments getrennt. Zeigt also auch das dorsale Oberflächenepithel dieser Mantelbildungen hier ungefähr wenigstens dasselbe Verhalten wie bei *M. chilensis*, so wird doch durch die bei *L. sulculata* viel mächtiger hervortretende Entwicklung der Schlosszähne nicht nur das Schwinden einer deutlichen dorsalen Mantelrinne, sondern auch noch eine besondere Differenzierung der ventralen und lateralen Teile des Rückenwulstes bedingt. Indem nämlich jene Zähne die dünnhäutigen, basalen Partien des letzteren alternerend von rechts und links her sehr weit lateralwärts vorwölben, kommen immer an den zwischen den Zähnen gelegenen Abschnitten des Rückenwulstes Durchbrechungen seiner basalen Teile zu stande, wodurch die Schlosszähne beider Reihen in direkte Berührung mit

¹⁾ Diese Interzellularräume sind indessen vielleicht nur durch die Konservierung hervorgerufene Artefakte.

einander geraten. So gestaltet sich die Konfiguration des ganzen dorsalen Mantelwulstes von *L. sulculata*, den ich schon in einer vorläufigen Mitteilung (1897 p. 18 u. 19) eingehend beschrieben habe, einigermassen kompliziert. Wir finden im wesentlichen einen dorsalwärts von den Schlosszähnen gelegenen, soliden Stab, der nun infolge der erwähnten Durchbrechungen nur noch durch dünnhäutige, die Spitzen der Schlosszähne kappenartig umhüllende Verbindungsbrücken mit der Rückenhaut des Tieres zusammenhängt. Dass von den beiden einzigen Autoren, die bisher diesen sogenannten Mantelfortsätzen der Nuculiden ihre nähere Beachtung geschenkt haben (Garner 1841 p. 88, pl. 18, Fig. 4 a und Pelsener 1891 p. 155, Fig. 1, 4, 7)¹⁾, jene erwähnten Verbindungsbrücken übersehen worden sind, ist bei der Zartheit der betreffenden Gebilde nur zu begreiflich; sie zerreißen natürlich sofort, wenn man ein Tier mechanisch aus der Schale herausnimmt, und es bleiben meist nur die Körper der Fortsätze mit alternierend gestellten, sich wie Zähne ausnehmenden Resten jener Verbindungsbrücken übrig. Warum diese dünnhäutigen Stränge beim lebenden Tier durch Bewegungen der Zahnreihen gegeneinander nicht zerrissen werden, ist allein dadurch erklärlich, dass die Zahnlücken, die bei *Leda* — im Gegensatz zu *Malletia* — zwischen den Schlosszähnen als grubenförmige Vertiefungen der Schlossplatte vorhanden sind, von den in sie eingreifenden Zähnen der anderen Seite nicht bis zu ihrem Grunde ausgefüllt werden.

Es sei noch bemerkt, dass die Mantelfortsätze bei allen Nuculiden mit stark entwickelten Schlosszähnen genau dieselben Bauverhältnisse zeigen; wenigstens habe ich eine vollständige Uebereinstimmung dieser Organe bei den Species *Leda sulculata* Gould, *Leda pella* L., *Leda buccata* Stotrp., *Leda pernula* Müll., *Leda pygmaea* Möll., *Leda commutata* Phil. und *Nucula nucleus* L. gefunden²⁾.

Da bei *L. sulculata* das Ligament ein sogenanntes „inneres“ ist und seiner Hauptmasse nach zwischen — richtiger: zwischen und etwas oberhalb — der vorderen und hinteren Schlosszahnreihe liegt, so ist natürlich auch unter dem Ligament der Rückenwulst, in welchen vorderer und hinterer Mantelfortsatz mit ihren verdünnten

¹⁾ Die sich bei Quoy und Gaimard (1834 p. 472) findende Bemerkung, dass bei *Yoldia australis* der Mantel am Rücken gezähnt sei, kann wohl kaum darauf Anspruch machen, als eine „Beschreibung“ des Mantelfortsatzes zu gelten.

²⁾ Die „gekerbte, dorsale Mittelleiste“, die man nach Steinmann und Döderlein (1890 p. 248 Fig. 245 Cz) zuweilen an den Steinkernen fossiler Nuculiden findet, stellt vermutlich ebenfalls Reste von mantelfortsatzartigen Bildungen dar.

Endstücken übergehen, in seiner ursprünglichen Gestalt erhalten. In diesem Rückenwulst sind nun zwei merkwürdige, langgestreckte, sackförmige Gebilde gelegen, die unzweifelhaft als drüsenartige Einstülpungen des Oberflächenepithels aufgefasst werden müssen, und die ich daher als Ligamentdrüsen bezeichnen möchte. Dieselben liegen paarig nebeneinander und beginnen am vorderen Ende des Wulstes mit je einem sehr undeutlichen Ausführungsgang, den man eigentlich nur daran als solchen erkennen kann, dass sich in ihm ein zapfenartiger Fortsatz des Ligamentknorpels hinein erstreckt. Nach hinten zu erweitert sich aber das Lumen der Ligamentdrüsen so beträchtlich, dass sie den Rückenwulst hier fast vollständig ausfüllen. Ausgekleidet sind sie innen von demselben hohen Cylinder-epithel, das im allgemeinen die dorsale Aussenfläche des Rückenwulstes überzieht und welches nur an derjenigen Stelle, wo unter ihm die Ligamentdrüsen liegen — wahrscheinlich infolge der mächtigen Entwicklung der letzteren — ausnahmsweise eine starke Abplattung zeigt. Der Inhalt der Drüsenschläuche besteht aus einer schwärzlichen, feinkrümeligen Masse, die sich vorn zu dem erwähnten, in das Lumen der Drüsen hineinragenden Ligamentzapfen zusammenballt. Fragen wir nach der Bedeutung dieser Drüsen, so ist es wohl nach dem Gesagten unzweifelhaft, dass sie eine Oberflächenvergrößerung des secernierenden Epithels darstellen. Vom phylogenetischen Standpunkt aus kann nur angenommen werden, dass sie ontogenetisch erhalten gebliebene Ueberbleibsel der ja auch in der Entwicklungsgeschichte der Muscheln an dieser Stelle auftretenden Schalendrüse (cf. Hatscheck 1880 p. 8, Ziegler 1885 p. 542 u. a.) sind und vielleicht speciell dem ursprünglich eingestülpten Teil derselben entsprechen¹⁾.

Der Vollständigkeit halber sei noch erwähnt, dass im Bereiche der dorsalen Mantelbildungen bei den Nuculiden hier und da mehr oder minder vollkommen abgeschnürte Epithelblasen als Produkte der verschiedenen Verwachsungsprocesse auftreten. So findet man bei

¹⁾ Dass zwischen den Ligamentdrüsen von *L. sulculata* und den von Pelseneer (1891 p. 176 u. 177 Fig. 23 IV.) im dorsalen Mantelteil von *Solenomya togata* Poli gefundenen Epithelsäcken und Drüsen irgend welche Homologie besteht, erscheint mir im höchsten Grade zweifelhaft, da diese Gebilde nach der Darstellung Pelseneers an ganz anderer Stelle, nämlich im vordersten und hintersten Abschnitt der dorsalen Mantelbildungen, gelegen sind. Auch die von Egger (1888 p. 170, Fig. 34 Ro.) und Grobben (1888 p. 57) in der Rücken-egend von *Pholas* beschriebenen Drüsen sind wohl sicher nicht mit den Ligamentdrüsen von *L. sulculata* homolog, zumal Grobben sie ausdrücklich als Perikardialdrüsen ohne Ausführungsgang bezeichnet.

M. chilensis nahe dem hinteren Ende der hinteren dorsalen Mantelrinne ventralwärts von derselben einen durch Verwachsung der inneren Mantelflächen gebildeten Raum, welcher hinten mit der Mantelhöhle kommuniziert. Weiter vorn, dicht hinter dem Ligament fand ich in einem von mir beobachteten Falle einen noch vollständiger abgeschnürten Epithelschlauch im Gewebe des Mantelwulstes. Ferner kommt bei *Nucula nucleus* ständig im vorderen Mantelfortsatz ein solcher isolierter Epithelschlauch vor, der sogar, wie es scheint, als Sinnesorgan funktioniert. Derselbe soll daher erst an anderer Stelle besprochen werden.

Betrachten wir nun zunächst das „äussere“ Ligament von *M. chilensis*, welches dem Rückenwulst direkt aufliegt. Es besteht ähnlich, wie es Tullberg (1881 p, 15) am Ligament von *Mytilus* beschrieben hat, aus drei Schichten, die ich im Anschluss an Tullberg, da auch hier die gewöhnlich gebrauchten Ausdrücke „äussere und innere Schicht“ für eine genauere Beschreibung nicht ausreichen, als vordere, mittlere und hintere Schicht bezeichnen will. Die vordere Schicht, die ungefähr zwischen den Wirbeln der Kalkschalen liegt, beginnt vorn, wie schon bemerkt, an derjenigen Stelle, wo die Periostrakalbildungsstätten beider Mantelhälften zusammenlaufen. Streng genommen allerdings beginnt sie schon etwas vor dieser Stelle; man sieht nämlich, dass bereits vor der Verschmelzung seiner Bildungsstätten das Periostrakum sich jederseits an denselben etwas verdickt, und dass sich an seiner Bildung hier auch schon augenscheinlich die ganze Aussenfalte beteiligt. Sind doch auch, wie schon weiter oben angedeutet wurde, die Epithelzellen, welche nach hinten zu unterhalb des eigentlichen Ligaments liegen und dieses secernieren, ganz ähnlich und wohl sicher homolog den Zellen auf der Aussenfläche der Aussenfalte. Wir haben also an der genannten Stelle ein Uebergangsstadium vor uns, wo diejenige Zellregion, welche das gewöhnliche, dünnhäutige Periostrakum absondert, sich mit den übrigen, nach aussen davon gelegenen Epithelien des Mantelrandes gewissermassen in die Aufgabe teilt, ein verdicktes Periostrakum zu liefern. Die beiden so zu stande kommenden, seitlichen, verdickten Periostraka sind aber nichts anderes, als zwei nach vorn gerichtete Ausläufer der vordersten Schicht des Ligaments, in welche sie nach hinten zusammenlaufen. Daher gleicht dieser Abschnitt des Ligaments völlig dem Periostrakum in chemischer und physikalischer Beziehung und geht auch überall lateralwärts kontinuierlich in das letztere über. Nach hinten zu erstreckt sich diese mit ihrer ventralen, etwas konvexen Fläche dem Rückenwulst dicht anliegende Schicht bis zwischen die Wirbel, wo

sie allmählich schwächer wird und schliesslich ganz aufhört. Kurz vor ihrem hinteren Ende wird sie aber überlagert von der mittleren Schicht des Ligaments, dem sogenannten „Knorpel“¹⁾. Derselbe liegt jedoch nur eine ganz kleine Strecke weit dorsalwärts frei zu Tage; dicht hinter der Stelle nämlich, wo er noch die vordere Schicht des Ligaments überlagert, wird er selbst wieder von der dritten und hintersten, abermals Perioststrakum-ähnlichen Schicht überdeckt. Nach hinten zu erreicht nun diese letztere nach und nach eine bedeutende Mächtigkeit, während die Knorpelschicht, die in ihrem mittleren Abschnitt von allen Ligamentschichten die beträchtlichste Dicke besitzt, allmählich an Stärke abnimmt, um schliesslich ziemlich weit hinten ganz aufzuhören. Die hinterste Schicht erstreckt sich dann noch weiter nach hinten, verliert aber nun auch an Dicke und geht schliesslich in derselben Weise in das eigentliche Perioststrakum über, wie es von der vordersten Schicht schon beschrieben wurde, indem sie sich sehr deutlich in zwei seitliche Teile spaltet. In ihrer allgemeinen Form verhalten sich die beiden hinteren Schichten des Ligaments grade umgekehrt wie die vordere; da nämlich die dorsale Oberfläche des Rückenwulstes, die vorn eine konkave Anshöhlung zeigt, sich nach hinten zu allmählich leistenförmig verwölbt, so erhält auch der ganze hintere Hauptabschnitt des Ligaments die Gestalt einer unten ausgehöhlten Rinne. In Aussehen, Farbe und Struktur gleichen die vorderste und hinterste Schicht, die beide hauptsächlich die Befestigung des Ligaments an der Kalkschale bewirken, vollkommen dem Perioststrakum, das auch auf ihrer ganzen Länge kontinuierlich in sie übergeht. Sie stellen makroskopisch dunkelbraune, etwas durchscheinende, hornartige Massen von ziemlich grosser Festigkeit dar, die sich mit Farbstoffen gar leicht färben. Im Querschnitt erscheinen diese Schichten zur Oberfläche des Rückenwulstes parallel gestreift, und es ist, wie man an einem Sagittalschnitt besonders durch die hinterste Schicht deutlich sehen kann, diese Streifung der Ausdruck einer lamellösen Schichtung, die schräg von vorn und dorsalwärts nach hinten und ventralwärts gerichtet ist. Dasselbe gilt auch in ähnlicher Weise von den konzentrischen Schichten der mittleren Lage des Ligaments. Obwohl diese mittlere, gewöhnlich als „Knorpel“ bezeichnete Schicht an ihrem vorderen und hinteren Ende eigentlich ohne sehr scharfe Grenze in die beiden andern Schichten übergeht,

¹⁾ Dr. August Dells (188¹) p. 456, dass Molleus keinen Ligamentknorpel besitze, ist nur zu erklären, dass bei ihm von Vail untersuchten Schalen dieser Teil des Ligaments herausgefallen war.

ist sie doch im grössten Teile des Ligaments scharf von ihnen geschieden. Makroskopisch erweist sie sich als eine knorpelartige, hellgelbliche, etwas durchscheinende und wenig faserige Masse, die gegen mechanische und chemische Insulte lange nicht so resistent ist wie die anderen Schichten des Ligaments. Dies sieht man recht deutlich an ihrem vordersten Ende, da, wo sie sich noch nicht von der hinteren Schicht nach aussen zu schützend umhüllt und andererseits von der zelligen Matrix durch das Endstück der vorderen, sich dazwischen schiebenden Schicht getrennt ist: hier erscheint sie bröcklig und rissig, und alles weist darauf hin, das äussere, mechanische und chemische Einflüsse an ihrer Zerstörung gearbeitet haben. Mit Hämatoxylin färbt sich die Knorpelschicht überall dunkel; man erkennt in ihr an Querschnitten ausser der konzentrischen Streifung auch noch eine feinere, radiäre; niemals habe ich indessen finden können, dass die letztere einer besonders in dieser Richtung ausgeprägten Spaltbarkeit entspräche, wie dies Tullberg (1881 p. 20) und Felix Müller (1885 p. 216) an der Knorpelschicht von *Mytilus* und *Anodonta* festgestellt haben. Immerhin ist aber möglich, dass durch die Konservierung diese physikalischen Eigenschaften des Schlossbandes bei den mir vorliegenden Objekten derart verändert worden sind, dass man davon nichts Deutliches mehr wahrnehmen kann.

Das „innere“ Ligament von *L. sulculata* unterscheidet sich in der Anordnung der Schichten etc. keineswegs wesentlich von dem beschriebenen. In Wirklichkeit ist es eigentlich auch als ein „äusseres“ zu bezeichnen, wenn man nämlich seine Lage zu den Reihen der Schlosszähne als Kriterium nimmt. Denn da sich in der That die kleinen, hintersten Zähne der vorderen Reihen ebenso wie die vordersten Zähne der hinteren Reihen noch bis unter den Anfangs- und Endteil des Ligaments erstrecken¹⁾, so ist auch dadurch kein principieller Unterschied zwischen den Ligamenten von *M. chilensis* und *L. sulculata* gegeben. Es scheint also, als ob nur durch eine stärkere Entwicklung der Perlmutterschicht das bei *M. chilensis* an einer Nymphe des dorsalen Schalenrandes inserierte Ligament bei *L. sulculata* zwischen die Schlossränder gerückt sei. Damit hängt zusammen, dass bei *L. sulculata* die mittlere Schicht von der hinteren nicht mehr dorsal- und lateralwärts, wie bei *M. chilensis*, sondern nur noch dorsalwärts bedeckt wird.

¹⁾ Aus diesem Grunde ist es auch nicht vollkommen zutreffend, wenn Neumayr (1890 p. 18) von dem innerlichen, „amphiden“ Ligament sagt, dass es zwischen den Schlosszahnreihen gelegen sei.

Von einer genauen Beschreibung der Formverhältnisse, welche die Kalkschalen bieten, kann ich hier absehen, da solche ja sowohl für *L. sulculata*¹⁾, als auch für *M. chilensis*²⁾ bereits in genügender Weise gegeben sind. Ich will hier nur hinzufügen, was man mikroskopisch an entkalkten Querschnitten von der Struktur der Schalen erkennen kann. Sowohl die dünnwandigen und deshalb in vielen Beschreibungen (Des Moulins 1832 p. 90, Deshayes 1839—1853 p. 269, Fischer 1887 p. 986, Neumayr 1891 p. 755 u. a.) als „nicht perlmutterartig“ bezeichneten Schalen von *M. chilensis* wie auch die dickwandigen von *L. sulculata*, *Nucula nucleus* u. a. bestehen nur aus zwei Schichten: dem äusseren Periostrakum und der inneren Perlmuttertschicht³⁾; eine Prismenschicht ist nirgends vorhanden. Gerade dieser Umstand lässt die Nuculidenschale als äusserst primitiv erscheinen, denn er beweist recht schlagend die von Jackson (1890) hervorgehobene Ähnlichkeit derselben mit der Prodissoconcha so vieler Muscheln, die sich auch durch den Mangel einer Prismenschicht auszeichnet.

Das Periostrakum von *M. chilensis* stellt eine dünne, intingible, strukturlose Haut dar, die, wie bemerkt, an der Aussenfläche der Mittelfalte des Mantelrandes entsteht und sich dann um den Rand der Kalkschale so herumschlägt, dass ihre jüngsten Schichten auf der Schale nach aussen zu liegen kommen. Merkwürdig ist, dass auch hier die bereits von mehreren Forschern (Ehrenbaum 1885 p. 40, Felix Müller 1885 p. 230 u. a.) bei anderen Lamellibranchiaten beobachtete Dickenzunahme des Periostrakums, nachdem es seine

¹⁾ Die Schale dieser Species wird von Gould (1852 p. 424, pl. 37, Fig. 539 a—e) folgendermassen beschrieben: „Testa transversa, inequilateralis, ovalis, nitida, concentricae sulculata, epidermide olivaceo induta, natibus tumidis, latere postico attenuato, subrostrato, vix truncato, latere antico rotundato, margine ventrali arcuato, declivitate postico angulato: lunula ovalis, bene impressa.“

²⁾ Des Moulins giebt (1832 p. 90, Fig. 1—8) folgende Diagnose der Schale: „*M. testa complanata, extus laevi, viridi-lutescente, nitida, zonis incrementibus subsulciformibus, fuscis insignata, intus nitidissima nec margaritacea, albo-caerulescente.*“

³⁾ Eine dritte, unter der Perlmuttertschicht gelegene, sich scharf gegen diese absetzende Schicht, wie sie Thiele (1893 p. 228, 229, Fig. 13) als „Hypostrakum“ bei *Nucula* beschreibt, habe ich weder bei dieser, noch bei den anderen Species an den entkalkten Querschnitten jemals sehen können; ebensowenig ist mir eine Pigmentierung des äusseren Teils der Perlmuttertschicht aufgefallen (cf. Thiele l. c.). Auch von den „spärlichen“ Kanälen, die nach Kölliker (1858 p. 62) die Schale von *Nucula* senkrecht durchsetzen sollen, war an den entkalkten Querschnitten nichts zu entdecken.

Bildungsstätte schon verlassen hat, ziemlich deutlich hervortritt. Aber weit entfernt, daraus — wie Felix Müller — auf ein inneres, organisches Wachstum des Periostrakums selbst zu schliessen, glaube ich vielmehr, dass jene Erscheinung einfach auf Quellungsvorgänge innerhalb des jungen Periostrakums zurückzuführen ist. — Bei *L. sulculata* besitzt übrigens das Periostrakum kleine Höcker, deren allmähliche Entstehung aus schwachen Faltungen des jungen Periostrakums man an Schnitten leicht verfolgen kann.

Was den mikroskopischen Bau der Konchiolinhäutchen in der Kalkschale anbelangt, so lassen dieselben bei beiden Species, von der Fläche gesehen, deutlich jene polygonale Felderung erkennen, die für ihre Struktur so charakteristisch ist (cf. Ehrenbaum 1885 p. 11, Felix Müller 1885 p. 215 u. a.)

Über den Zusammenhang des Ligaments mit der Perlmutter-schicht ist schon weiter oben gesagt worden, dass er hauptsächlich durch die Periostrakum-ähnlichen Schichten des Ligaments bewirkt wird; hier sei noch erwähnt, dass diese Schichten dabei nicht nur meist ohne scharfe Grenze in die Perlmutterschicht übergehen, sondern dass sich auch ein Teil der letzteren als dünne Lamelle zwischen das eigentliche Periostrakum und die periostrakalen Schichten des Ligaments lateralwärts hineinschiebt; und zwar reicht diese dünne Lamelle oft bis beinahe an diejenige Stelle, wo Periostrakum und Ligament in einander übergehen — ein Verhalten, wie es ähnlich auch von Felix Müller (1885 Fig. 6) an der Perlmutter-schicht von *Anodonta* beobachtet wurde.

Nachdem ich so die Schale in ihrem Zusammenhang mit dem Weichkörper geschildert habe, kann ich zur Erörterung der Fragen übergehen, welche sich an die phylogenetische Entstehung der zweiklappigen Muschelschale sowie an ihr ontogenetisches Wachstum knüpfen.

Was zunächst den ersteren Punkt betrifft, so liefert uns in dieser Hinsicht die Entwicklungsgeschichte einigen Anhalt. Wie wir aus diesbezüglichen Untersuchungen¹⁾ ersehen, findet man als erste Anlage der Muschelschale am Rücken des Embryos eine mit hohem Cylinderepithel ausgekleidete Einstülpung des Ektoderms, welche an ihren Rändern die primäre, dem späteren Periostrakum entsprechende Schale absondert. Indem diese Schalendrüse sich dann später über die ganze Oberfläche des Mantels hin ausbreitet, macht sich in der Beschaffenheit ihrer Zellen eine Differenzierung bemerkbar: während

¹⁾ cf. Hatscheck (1880 p. 8 u. 9), Ziegler (1885 p. 542, Fig. 18), Korschelt und Heider (1893 p. 935 u. 955) u. a.

die in der dorsalen Mittellinie des Körpers sowie die überall am peripheren Mantelrand befindlichen Zellen den hochcyllindrischen Charakter des primären Schalendrüseneithels beibehalten, flachen sich die Epithelien an den Seitenflächen des Körpers ab, und als ihr Produkt bilden sich jederseits von einem kleinen, rundlichen Bezirk ausgehend die kalkigen Schalenklappen. Gleichzeitig entsteht in der dorsalen Mittellinie des Körpers das Ligament als Verdickung des primären Schalenhäutchens.

Man sieht, dass diese Befunde der Entwicklungsgeschichte mit den oben geschilderten, anatomischen Thatsachen in vollem Einklang stehen. Auch hier fanden wir längs des Mantelrandes und auf dem Rückenwulst ein Epithel, welches das unter der Kalkschale liegende, allgemeine Manteloberflächenepithel an Höhe um ein bedeutendes übertraf. Es ist also dieses Epithel nicht sowohl wegen seiner Höhe — die ja an sich schon bei Epithelien immer einen ursprünglichen Charakter bezeichnet — als besonders wegen seiner Lage als das eigentliche, primäre Schalenepithel aufzufassen¹⁾, im Gegensatz zu dem sekundär veränderten, flachen Epithel der seitlichen Mantelflächen. Am reinsten finden wir die ursprüngliche Form des primären Mantelepithels an der dorsalen Oberfläche des Rückenwulstes bewahrt; am freien Mantelrande dagegen zeigt es sich schon weiter differenziert: erstens nämlich in eine Partie, welche allein das Periostrakum absondert, und zweitens in eine solche ausserhalb davon, an der Aussenfläche des Mantelrandes gelegene. Diese letztere bildet dadurch, dass in ihr schon vereinzelte Kalkzellen auftreten können (cf. *M. chilensis*), gewissermassen den Übergang zu den flachen, sekundär modifizierten Epithelien der übrigen Mantelaussenfläche; dass sie aber trotzdem eigentlich noch dem primären Mantelepithel zugerechnet werden muss, erkennt man deutlich am vorderen und hinteren Ende des Ligaments, wo auch bei *M. chilensis* die Kalkzellen in ihr fehlen, und sie sich an der Bildung des verdickten Periostrakums beteiligt. Dass endlich die Bildungszellen des Periostrakums primäres Schalendrüseneithel vorstellen, bedarf keines

¹⁾ Eine ähnliche Ansicht über die Mantelrandzellen ist auch von Thiele (1893 p. 241) ausgesprochen worden; wenn aber dieser Autor weiterhin das Epithel der übrigen Mantelfläche als „umgewandelte Bindegewebszellen“ betrachtet, so muss eine solche Ansicht einmal auf Grund der Entwicklungsgeschichte des betreffenden Epithels, dann aber auch schon deswegen unhaltbar erscheinen, weil jenes Epithel — wenigstens bei den von mir untersuchten Formen — ganz kontinuierlich durch allmähliches Höherwerden in das Mantelrandepithel übergeht.

weiteren Beweises, weil ja das Periostrakum mit der primären Schale identisch ist.

Da nun die kalkige Schale in ihren Formverhältnissen vollständig durch die Gestalt der auch in der Ontogenie früher gebildeten, primären Schale bestimmt ist, so müssen es in der Phylogenie ebenfalls die primären, schalenbildenden Epithelien des Mantels gewesen sein, durch deren Wachstum, resp. Wachstums-
hemmung die Muschelschale ihre jetzige, spezifische Gestalt erhielt. Und da ferner jene Epithelien vorzugsweise am Mantelrand primären Schalenstoff secernieren, so wird bei diesem Vorgang auch im allgemeinen der Verlauf des Mantelrandes eine grosse Rolle gespielt haben. Dass in Wirklichkeit Schalenrand und Mantelrand nicht nur an der Ventralseite, sondern auch vorn und hinten am Rücken des Tieres immer parallel neben einander verlaufen, geht aus dem oben über die dorsalen Mantelbildungen Gesagten deutlich hervor: erst dicht vor und hinter dem Ligament sehen wir die Periostrakum-bildenden Ränder der beiden Mantellappen vollkommen in einander übergehen. Ursprünglich mag auch am Rücken zwischen diesen Rändern bei den Muscheln vorn und hinten eine deutliche, dorsale Mantelrinne gelegen haben. Einen solchen, primitiven Zustand finden wir noch heute bei *M. chilensis*, wo die schwachen, einfach ohne Vermittlung von Zahnlücken in einander greifenden Schlosszähne sogar in ihrer Hauptmasse nur unterhalb des Ligaments entwickelt sind. Indem dann aber bei anderen, in dieser Beziehung höher stehenden Formen das Ligament mehr ventralwärts zwischen die verdickten Schalenränder zu liegen kam, wurde der Schwerpunkt der Zahnentwicklung vor und hinter dasselbe verlegt, im Zusammenhang damit mussten natürlich die dorsalen Mantelrinnen verkümmern, und es blieben als Reste nur die als Mantelfortsätze beschriebenen Gebilde übrig. — Dass sich solche — den Mantelfortsätzen, resp. Rückenwülsten der Nuculiden homologe — Differenzierungen der dorsalen Mantelpartien bei allen Muscheln nachweisen lassen, kann wohl nicht zweifelhaft sein¹⁾.

Es entsteht nun die Frage: wie haben wir uns diese eigentüm-

¹⁾ Wenn auch meines Wissens noch direkte, genauere Untersuchungen darüber fehlen, es deutet doch einiges in der Litteratur auf das Vorkommen ähnlicher Bildungen bei anderen Lamellibranchiern hin. Z. B. spricht Bronu (1862 p. 349) von einer „Mantelnaht“, die sich bei allen Dimyariern in der dorsalen Medianlinie zwischen den Schlosszähnen fände und hier die Schale absondere. Von den neueren Untersuchern der Muschelschale sei nur Tullberg erwähnt, der (1881 p. 28—29) wenigstens darauf hinweist, dass bei *Mytilus* das Periostrakum beider Seiten erst dicht vor und hinter dem Ligament zusammenlaufe.

lichen, vorn und hinten bis an das Ligament reichenden, dorsalen Einbuchtungen des Mantelrandes, resp. der periostrakalen Bildungszone zu erklären? Gehen wir dabei von einer Urform aus, die noch eine ganzrandige, den Körper auf allen Seiten wenig, aber gleichmässig überragende Mantelfalte und eine flach-kegelförmige, primäre Schale besass. Wenn eine solche Form sich dem Leben im Sande anpasste, so konnte dies nur entweder durch Annahme einer spitz-kegelförmigen oder einer flachen, keilförmigen Körpergestalt geschehen. Den ersteren Fall sehen wir bei den Solenoconchen, den zweiten bei den Muscheln verwirklicht. Für diesen letzteren Anpassungsmodus der seitlichen Abflachung, bei deren Zustandekommen vielleicht der medial- und ventralwärts gerichtete Zug der seitlichen, dorsoventralen Fussmuskelpaare eine gewisse Rolle gespielt hat¹⁾, waren nun mehrere Momente gegeben, welche den vorher ganzrandigen Verlauf des Mantelrandes grade an den Endpunkten der Längsachse des Tieres beeinflussen mussten. Einmal war durch jene Kompression neben einer kleinen Verlängerung der Längsachse und einer damit zusammenhängenden Abflachung der dorso-sagittalen Konvexität ein stärkeres Auswachsen der lateralen und ventralen Partien des Mantels geboten. Denn, da man annehmen muss, dass das Volumen des Tierkörpers während der Metamorphose seiner äusseren Gestaltung dasselbe blieb, so wurde durch jenen Vorgang die eigentliche Seitenwand unverhältnismässig vergrössert, und es musste vorteilhaft sein, wenn diese Partien ebenfalls durch die schützende Mantelfalte bedeckt wurden. Am Vorder- und Hinterende dagegen fand grade das umgekehrte Verhältnis statt: hier wurde die Aussenfläche des Körpers durch die seitliche Kompression desselben eher verkleinert, und da ausserdem durch den ganzen Prozess vornehmlich auf diese Stellen des Mantelrandes auch ein gewisser Druck ausgeübt wurde, so blieb das Wachstum der betroffenen Partien von vornherein hinter demjenigen der übrigen Mantelteile zurück. Aber noch ein weiterer Umstand kam hinzu, der besonders am Hinterende des Tieres wirkte. Da bekanntlich die Muscheln nur mit dem vorderen Ende im Sande graben, während der hintere Körperpol aus demselben hervorragt, so trat dieser letztere Körperteil zu der Aussenwelt in viel grössere Beziehungen als der übrige Tierkörper. Alle Funktionen der

¹⁾ Herr Professor Dr. Plate, der mich auf diesen Umstand besonders aufmerksam gemacht hat, zeigte mir einige der dünnen, napfförmigen Schalen einer *Nacella spec.*, an denen man deutlich eine wohl jedenfalls durch die erwähnten Muskeln hervorgebrachte, schwache, seitliche Kompression wahrnehmen konnte.

Nahrungsaufnahme und Respiration wurden durch das hintere Körperende vermittelt, und bei dem gleichzeitigen Bestreben der Tiere, sich möglichst tief in den Sand einzugraben, musste also eine Verlängerung gerade jener Partien äusserst vorteilhaft sein. Infolgedessen zeigten hier auch die Mantellappen ein viel intensiveres Wachstum als an anderen Stellen¹⁾. Am meisten machte sich daselbe speciell in den ventraleren Partien des hinteren Körperendes geltend, denn diese waren es, welche bei der schräg zur Oberfläche des Sandes gerichteten Lage des Tieres in demselben am meisten der Verlängerung bedurften; wogegen die dorsalen Teile des hinteren Mantelrandes, die der Oberfläche des Sandes bei der angenommenen Stellung des Tieres immer am nächsten lagen, resp. sogar über dieselbe hervorragten, zunächst keiner Verlängerung bedurften. Als eine notwendige Folge davon musste hier — in der Medianlinie des Rückens — eine Einbuchtung des Mantelrandes erfolgen. Wahrscheinlich in etwas anderer Weise wie dieser hintere Mantelschlitz, aber wohl gleichzeitig mit ihm, bildete sich auch der vordere. Zunächst muss man annehmen, dass in Folge der allgemeinen, seitlichen Abplattung des Körpers die vordersten Partien des Mantelrandes eine ziemlich scharfe Ecke gebildet haben. Nun wühlten die Tiere grade mit dem Vorderende im Sande, und da bei dieser ja niemals gradlinigen Bewegung jene scharfe Ecke ein gewisses Hindernis bildete, so kann man sich vorstellen, dass sie im Laufe der phylogenetischen Entwicklung durch Anpassung und Vererbung allmählich abgestumpft wurde. Eine solche Abstumpfung war aber gleichbedeutend mit einer kleinen Ausrandung des die vordere Ecke bildenden Mantelrandes nach hinten. Allerdings muss bemerkt werden, dass diese Ausrandung nur den allerersten Anstoss zur Bildung der vorderen Mantelspalte gegeben haben kann; die weitere Vertiefung derselben und ihre Verlängerung nach hinten lässt sich so nicht genügend erklären, und es müssen dazu noch weitere Momente herangezogen werden. Dieselben waren nun wohl durch das Auftreten der Adductoren gegeben. Im Anschluss an die seitliche Abplattung des Körpers mögen sich nämlich schon frühzeitig am Vorder- und Hinterende des Tieres, wo durch die Ein-

¹⁾ An diesem Wachstum beteiligte sich, wie ich hier nebenbei bemerken will, ausser dem Mantel zunächst wohl auch ein kleiner Teil der übrigen Organe, vor allem diejenigen, welche selbst mit jenem Vorgang in einiger Beziehung standen: der Enddarm und die Kiemen, und so ist es zu erklären, dass wir bei allen nicht weiter spezialisierten Muscheln die Hauptmasse des Körpers und der Eingeweide nur im vorderen Abschnitt der Mantelhöhle finden.

geweide kein bedeutendes Hindernis gebildet wurde, transversale, von einer Seite des Körpers zur anderen verlaufende Muskelzüge aus der ursprünglichen Dorsoventralmuskelmasse der beiden Körperhälften und des Fusses differenziert haben, welche als Adductoren eine Bewegung der grossen, seitlichen Mantel- und Hornschalenklappen gegeneinander ermöglichten. Bei diesen Bewegungen, besonders beim Schliessen der Schalen, mussten aber am Vorder- und Hinterende der gewölbten Rückenlinie in erhöhtem Masse jene schon erwähnten Druckwirkungen eintreten, welche dem Wachstum der betroffenen Mantelpartien direkt hinderlich waren. Diesem Umstand ist nicht nur die weitere Ausbildung des hinteren, dorsalen Mantelschlitzes, sondern wohl vornehmlich auch diejenige des vorderen zuzuschreiben. Im Laufe der fernerer phylogenetischen Entwicklung machte sich dann noch als weiteres Moment geltend, dass offenbar die Individuen, welche die tiefsten dorsalen Mantelspalten hatten, die grösste Beweglichkeit der beiden Schalenhälften besaßen, und man kann sich vorstellen, dass dieser Charakter durch allmähliche Auslese noch weiter gezüchtet worden sei. Niemals aber verlängerten sich wohl die beiden Spalten so weit, dass eine vollständige Trennung des Mantels und der primären Schale in zwei seitliche Hälften dadurch zu stande kam, sondern immer blieb der Zusammenhang derselben durch den zum Ligament verdickten, medianen Teil der primären Schale bewahrt. Von dieser — übrigens ja auch entwicklungsgeschichtlich begründeten¹⁾ — stets persistierenden Einheitlichkeit der periostrakalen Schale hat man also auszugehen, wenn man die Entstehung der sogenannten „Zweiklappigkeit“ der Muschelschale erklären will. Schon deswegen kann man der von Simroth (1889 p. 91) ausgesprochenen Ansicht nicht beistimmen, dass die flache, napfförmige Schale der Urdamellibranchiaten bei der seitlichen Kompression in der Mitte gewissermassen durchbrochen sei — ein Vorgang, der übrigens auch nur mechanisch, aber nicht phylogenetisch denkbar ist. Wenn ferner Pelseneer, der (1891 p. 287) ganz richtig die ursprüngliche ontogenetische Einheitlichkeit der Schale betont, die vermeintliche spätere Paarigkeit derselben (l. c. p. 290) mit dem Analspalt in der Schale primitiver Anisopleuren in direkte phylogenetische Beziehung bringt, so erscheint mir dies mit Plate (1896 p. 176) äusserst unwahrscheinlich. Denn angenommen, es sei wirklich die anale Mantelspalte dieser Formen allmählich über den ganzen Rücken

¹⁾ cf. Lovén (1848), Rabl (1876), Hatscheck (1880), Ziegler (1885), Korschelt und Heider (1893) u. a.

hingewachsen, so bliebe immer noch zu erklären, wie sich denn später das Ligament in den Verlauf der ganzen Spalte eingeschoben habe, und eine solche Erklärung dürfte bei der Zugehörigkeit des Ligaments zur primären Schale wohl auf einige Schwierigkeiten stossen.

Bei der Annahme des oben geschilderten Entwicklungsmodus dagegen fallen alle diese Schwierigkeiten vollkommen fort. Denn war der Mantelrand und somit auch die primäre Schale einmal vorn und hinten am Rücken tief eingebuchtet, so ergaben sich die übrigen Bauverhältnisse, wie wir sie heute bei den Muschelschalen vorfinden, eigentlich als notwendige Folgen jener Gestaltung. Das Periostrakum, die primäre Schale, sehen wir noch heute sich überall der Form des Mantels genau anpassen; dass aber die Kalkschale, die ja auch ontogenetisch eine sekundäre Bildung ist, nicht dasselbe that, sondern sich an den Seitenwänden des Körpers als paariges Gebilde anlegte, war nur wiederum eine natürliche Folge des Sandlebens, welches die Muscheln immer geführt haben. Denn gerade an den Seiten bedurfte ihr Körper des grössten und widerstandsfähigsten Schutzes, und gleichzeitig war hier eine genügend feste Ansatzstelle für die Schliessmuskeln und die Retractoren des Fusses vonnöten. Um ferner eine unvorteilhafte Verschiebbarkeit der so gebildeten Schalenklappen gegen einander aufzuheben, entstanden an den ursprünglich zahnlosen Schlossrändern derselben die Zähne. Speziell die Reihenzähne des taxodonten Schlosses, welche mit Recht als der primitivste Typus der bezahnten Schlossbildung betrachtet werden (cf. Neumayr 1884 u. 1891, Dall 1889, Rice 1897 u. a.), sind, wie aus ihrer Lage hervorgeht, durch abwechselnd verstärkte und verschwächte Sekretion von hintereinander liegenden Stellen der Seitenteile des Rückenwulstes aus entstanden¹⁾. Da sie ganz aus Perlmutter bestehen und ausserdem das sie absondernde Epithel auch völlig den Charakter der flachen, sekundären Mantelepithelien aufweist, so sind sie als ureigene Bildungen der Perlmutter-schicht zu betrachten. Ich möchte daher mit Conrath (1888 p. 44 u. 45)

¹⁾ In diesem modifizierten Sinne haben also Garner (1841 p. 88) und Pelseuer (1891 p. 155) vollständig Recht, wenn sie sagen, dass die Mantelfortsätze der Nuculiden „die Zähne absondern“. — Aehnliche Beziehungen zwischen dorsalen Mantelbildungen und Schlosszähnen wie bei den Taxodonten scheinen übrigens auch bei Muscheln mit anderen Schlosstypen zu existieren; z. B. bildet Felix Müller (1885 Fig. 22) einen Querschnitt durch eine junge *Unio* ab, auf welchem der dünnhäutige, basale Teil der „Mantelnaht“ in derselben Weise durch die Form des Zahnes differenziert erscheint, wie es am Rückenwulste der Nuculiden der Fall ist.

bezweifeln, dass diese taxodonten Zähne phylogenetisch, wie Neumayr (1884 p. 410 u. 1891 p. 756 u. 757), Fischer (1884 p. 116) und Dall (1889 p. 454 u. 455) vermuten, aus den marginalen Enden von Skulpturrippen, speciell nach Neumayr aus den Randkerben der Palaeoconchen hervorgegangen seien¹⁾. Nur als eine sekundär im Anschluss an die Ausbildung der Kalkschale erfolgte Differenzierung der primären Schale ist weiterhin das Ligament zu betrachten. Hatte doch gerade der mediane Teil dieser dünnhäutigen Schale, welcher obendrein durch die Entwicklung der dorsalen, vorderen und hinteren Mantelspalten in seiner Längsrichtung am meisten verkürzt war, nicht nur den Zusammenhang der voluminösen, paarig angelegten Kalkschalen zu erhalten, sondern auch dem auf ihn wirkenden Seitendruck dieser Schalenstücke bei Bewegungen derselben gegen einander zu widerstehen. In besonderer Anpassung an letztere Funktion finden wir denn auch den mittleren, am meisten dem Druck ausgesetzten Abschnitt des Ligaments zum elastischen „Knorpel“ umgebildet. Zunächst mögen vorderer, mittlerer und hinterer Abschnitt einfach hintereinander gelegen haben²⁾; die oben geschilderte Übereinanderschichtung dieser Schichten sowie auch die Schichtung der einzelnen Lamellen des Ligaments ist wohl, wie auch Tullberg (1881 p. 28 u. 29) annimmt, durch das stärkere Wachstum des hinteren Körperendes zu erklären. Indem die Zellregionen, welche verschiedene Schichten secernierten, sich allmählich nach hinten verschoben, wurden die vorderen, bereits gebildeten Teile jeder Schicht durch die davorliegende Schicht gewissermassen unterlagert und fielen schliesslich den zerstörenden Einflüssen der Aussenwelt anheim — wie man das besonders deutlich an der Knorpelschicht da beobachten kann, wo sie an ihrem vorderen Ende frei zu Tage liegt.

Jedenfalls geht aus der Bildung des Ligaments, sowie aus

¹⁾ Die zwischen Nuculiden und Palaeoconchen bestehenden Verwandtschaftsverhältnisse eingehender zu diskutieren, würde mich hier zu weit führen; ich will daher nur darauf hinweisen, dass neuere Forschungen die von Neumayr (1884 p. 410 u. 1891 p. 756 u. 757) angenommene Abstammung der Taxodonten von den Palaeoconchen wieder zweifelhaft erscheinen lassen, da man Vertreter der ersteren Gruppe gefunden hat, die paläontologisch viel älter sind als die Palaeoconchen (cf. darüber Fischer 1884 p. 119 u. 120, Frech 1891 p. 247–252 und Grobben 1894 p. 67). Übrigens hatte auch Pelsener (1888 p. 39) schon die Vermutung geäußert, dass die Palaeoconchen vielleicht Nachkommen von taxodonten Muscheln seien.

²⁾ Ein solches Verhalten der drei Schichten soll nach Tullberg (1881 p. 38) an dem Schlossbände von *Ostrea* überhaupt persistiren.

seinem Zusammenhang mit der äusseren, primären Schale das eine deutlich hervor, dass es ursprünglich immer ein „äusseres“ ist.

Was nun das ontogenetische Wachstum der Schale anbelangt, so folgt schon aus dem Vorhergehenden, dass ich in diesem Punkte auf dem Boden der alten Sekretions- und Appositionstheorie stehe, wie sie bereits durch Réaumur (1711 p. 364—400 u. 1718 p. 303 bis 311) für die Molluskenschale in ihren Grundzügen aufgestellt und später mit zahlreichen Modifikationen und Verbesserungen vielfach¹⁾ bestätigt, allerdings aber auch von einigen Forschern angegriffen wurde, welche teilweise für eine zelluläre Struktur der Schale eintraten²⁾, teilweise auch ein Wachstum derselben durch Intussusception annahmen³⁾. Jene Ansicht, welche die Muschelschale als zelliges Organ auffasste, ist mit Hülfe besserer Methoden inzwischen längst als unrichtig erkannt worden; die Intussusceptionstheorie hingegen findet auch heute noch ihre Vertreter. Aber diese Annahme wird schon durch die Entwicklungsgeschichte, die uns die Schale bereits in ihren ersten Anfängen als ein echtes Sekretionsprodukt darstellt, ziemlich unwahrscheinlich gemacht. Ferner vermag ich auch an den von mir untersuchten Formen keinen Anhaltspunkt für ihre Richtigkeit zu gewinnen. Einmal kann das Vorkommen von offenbar Kalk absondernden Drüsen speciell in der äusseren Mantelfläche von *M. chilensis* eigentlich nur im Sinne der Sekretionstheorie gedeutet werden. Ausserdem zeigt sich der ganze Weichkörper bei allen von mir untersuchten Muscheln von einem ununterbrochenen Epithel bedeckt, und an sämtlichen Stellen, wo Schale und Körper überhaupt in Berührung treten, schmiegt sich die erstere eng der Oberflächenform des letzteren an. Auch diese Thatsache lässt sich ungezwungen nur so erklären, dass man die Schale als ein Sekretionsprodukt der Körperoberfläche auffasst, welches allein durch Apposition neuer Schichten zu wachsen vermag. Nur an denjenigen Stellen, wo Schale und Manteloberfläche sehr innig zusammenhängen, wie an der Bildungsstelle des Periostrakums und überall da, wo sich Muskeln an die Schale ansetzen, wird man noch eine neben der

¹⁾ Besonders von Bournon (1808), Picard (1840), C. Schmidt (1845), Meckel (1846 u. 1856), Schlossberger (1856), Semper (1857), v. Hessling (1858 u. 1859), Kölliker (1858), Huxley (1859), Bronn (1862), Keferstein (1862—1866), v. Ihering (1875), Leydig (1876), Tullberg (1881), Ehrenbaum (1885), Dall (1889), Moynier de Villepoix (1890, 1891 u. 1892), v. Martens (1892), Korschelt und Heider (1893), Thiele (1893) und Lang (1894).

²⁾ Carpenter (1843, 1844 u. 1847) und Bowerbank (1844).

³⁾ Mery (1712), Hérisant (1769), v. Nathusius-Königsborn (1877) und Felix Müller (1885).

Sekretion einhergehende Umwandlung des distalen Protoplasmas der die Muskelanheftung vermittelnden Epithelzellen annehmen müssen¹⁾. Sind auf diese oder jene Weise aber einmal die Konchiolinhäutchen und Kalklamellen entstanden, so erscheint ein selbständiges, „inneres“ Weiterwachsen derselben bei dem Mangel an zelligen Elementen in ihnen — nach unseren jetzigen Ansichten vom Wesen der Zelle — vollständig ausgeschlossen. Höchstens könnte durch äussere Einflüsse eine sekundäre Vermehrung oder Verminderung der innerhalb der Schale abgelagerten, anorganischen Kalksalze erfolgen; unter den Begriff des organischen Wachstums dürften indes solche Vorgänge schwerlich zu rechnen sein.

Nach diesen theoretischen Erörterungen über die Schale wende ich mich der Beschreibung des Fusses zu, welcher seiner Entstehung nach auch noch dem Haut- und Muskelsystem zugerechnet werden muss. Derselbe besitzt bei *L. sulculata* und bei *M. chilensis* ebenfalls die für die Nuculiden ja so charakteristische Kriechsohle. Neuerdings hat Thiele (1897 p. 665) bezweifelt, dass diese Kriechsohle wirklich zum Kriechen diene, weil er bei *Nucula* eine solche Funktion derselben niemals beobachten konnte. Da ich nur über konserviertes Material verfüge, so habe ich über diesen Punkt keine eigenen Beobachtungen machen können; aber ich möchte doch dem negativen Resultat, zu welchem Thiele gelangt ist, und welches eigentlich schon als solches keine grosse Beweiskraft beanspruchen kann, eine diesbezügliche, positive Angabe in der Litteratur gegenüberstellen, welche es wahrscheinlich macht, dass die Nuculiden den Fuss nicht allein wie andere Muscheln zum Graben im Sand, sondern auf einer festen Unterlage auch zum eigentlichen Kriechen gebrauchen können: es ist Woodward, der (1851—1856 p. 269) dem Fuss von *Nucula* beide Funktionen zuschreibt, und er erwähnt dabei eine Beobachtung Forbes', welcher *Nucula* an der Seite eines Glases mit Seewasser hat entlang kriechen sehen. Man hat keinen Grund, an der Richtigkeit dieser Beobachtung zu zweifeln; aber immerhin ist zu bedenken, dass die Tiere sich doch unter natürlichen Lebensbedingungen meist auf einer lockeren Unterlage befinden werden; und für diesen Fall möchte die von Pelseneer (1891 p. 157) vorgebrachte Meinung am meisten der Wahrheit entsprechen: dass näm-

¹⁾ Diese Ansicht deckt sich im wesentlichen mit der von Tullberg (1881 p. 31) ausgesprochenen; nur nimmt der genannte Autor an, dass die Schalensubstanz da, wo Muskeln befestigt sind, allein durch allmähliche Umwandlung der Zellen in Schalensubstanz gebildet werde, und dass an diesen Stellen daher gar keine eigentliche Sekretion stattfände.

lich die Sohle des Fusses erst ausgebreitet werde, wenn dieser bereits ein wenig in den Sand oder Schlamm eingesenkt sei, und dass sie erst dann als Kriechsohle fungiere. Wir hätten also hier eine innerhalb eines beweglichen Mediums stattfindende Fortbewegung vor uns, die man ebenso gut als „Kriechen“ wie als „Graben“ auffassen könnte.

Die längliche Sohle zeigt an ihren Rändern bei *L. sulculata* auf jeder Seite ca. 30—40 papillenartige Erhebungen, welche am Vorder- und Hinterrande am kleinsten sind; während bei *M. chilensis* die Fussränder nur wenig gekerbt erscheinen.

Eine Byssusdrüse, deren Vorkommen bei den Nuculiden Cattie (1886 p. 35) bestritten hat, ist bei allen mir vorliegenden Species deutlich vorhanden; ihr Ausführungsgang mündet in der Medianebene dicht vor dem hinteren Ende der Kriechsohle. Als am unvollkommensten entwickelt stellt sich das Organ bei *M. chilensis* dar, bei der es auch von Barrois (1885 p. 44) ganz übersehen worden ist. Es besteht aus einem einfachen, sehr engen, ca. 0,8 mm langen, nach hinten umbiegenden Gang, der von einem flachen Wimperepithel ausgekleidet ist. Ähnlich gestaltet ist die ca. 0,09 mm lange Byssusdrüse von *L. sulculata*; nur zeigt dieselbe an einer Stelle eine kleine, mit etwas höherem Epithel ausgekleidete Erweiterung. Alle diese Organe, denen sich auch die fast ebenso wie die Byssusdrüse von *L. sulculata* gebaute Fussdrüse von *L. pella* anschliesst, erscheinen also gegen das bezügliche Organ von *Nucula nucleus* bedeutend reduziert, da man bei dieser letzteren, wie auch Pelseneer (1891 p. 158, Fig. C) ganz zutreffend angiebt, eine ziemlich grosse, nach vorn gerichtete, faltenreiche Byssushöhle findet. Was die von Pelseneer (l. c.) als byssusabsondernde Drüsen beschriebenen, einzelligen Gebilde anbelangt, so vermag ich über deren Vorkommen bei *Nucula nucleus* leider kein sicheres Urteil zu fällen, da die betreffenden Organe an den mir vorliegenden Exemplaren dieser Species durchgehends schlecht konserviert waren¹⁾; bei *L. sulculata*, *L. pella* und *M. chilensis* kann ich dagegen mit voller Sicherheit das Nichtvorhandensein derartiger Bildungen konstatieren. In einem Falle freilich bemerkte ich im Byssusgang von *L. pella* einige der sonst auch

¹⁾ Das Vorhandensein solcher eigentlichen Byssus sezernierenden Zellen bei *Nucula* wird übrigens von Barrois (1885 p. 144) entschieden bestritten. Ebenso wenig scheint sie neuerdings Thiele (1897 p. 656) gesehen zu haben; wenn dieser Autor von einem „hohen, deutlich blau gefärbten und fädigen, daher mukösen“ Epithel des inneren Teils der Byssusdrüse von *Nucula* spricht, so vermag ich wenigstens an dieser Beschreibung nicht die subepithelialen Byssus-Drüsenzellen Pelseneers wiederzuerkennen.

im Epithel der Fusssohle häufig vorkommenden, eiförmigen Mucin-drüsen, welche den von Pelseneer abgebildeten, einzelligen „Byssus-drüsen“ einigermassen ähnlich waren; ich lasse es dahin gestellt, ob sie den von Pelseneer im Grunde der Byssushöhle von *Nucula* gesehenen Drüsenzellen entsprechen. Keinesfalls ist aber irgendwo von einem eigentlichen „rudimentären Byssus“ etwas zu finden. Ähnliche Gebilde, wie sie Pelseneer schildert, habe ich allerdings — besonders bei *Nucula* — auch gesehen; dieselben bestanden aber, soviel sich erkennen liess, lediglich aus Schleim und losgerissenen, mit einander verfilzten Cilien.

Erscheint so auch die Byssus-secernierende Thätigkeit der genannten Organe in sehr fraglichem Lichte, so steht doch ihrer Homologisierung mit den Byssusdrüsen anderer Lamellibranchiaten nichts im Wege. Jedenfalls aber hat man wohl die Byssusdrüse der Nuculiden nicht wie Carrière (1882 p. 81 u. 83), Barrois (1885 p. 104), Bontan (1895 p. 311) und Thiele (1892 p. 56 u. 1897 p. 656 u. 657) wollen, als rückgebildetes Rudiment einer bei den Vorfahren höher entwickelten Byssusdrüse aufzufassen, sondern ich möchte sie eher mit Pelseneer (1891 p. 233 u. 234) als das primitivste Stadium dieser den Lamellibranchiaten so eigentümlichen Drüse betrachten und daher auf eine Homologisierung derselben mit den Fussdrüsen anderer Mollusken vorläufig verzichten.

Eher ist aus den oben angeführten, physiologischen Gründen einige Berechtigung vorhanden, die platte Fusssohle der Nuculiden mit der Kriechsohle der Gastropoden zu homologisieren, und in diesem Falle wird man das Vorhandensein primitiver Stadien der Byssusdrüse bei den betreffenden, freilebenden, auch sonst archaischen Formen als logische Konsequenz zugeben müssen. Dass die Lamellibranchiaten überhaupt von freilebenden und nicht von mittelst Byssus festsitzenden Formen, wie Thiele (1892 p. 56 und 1897 p. 656) meint, abstammen, erscheint mir mit Lang (1888 p. 14)¹⁾, Sharp (1888 p. 122), Simroth (1889 p. 91 u. 92) und anderen als vollkommen gewiss; allein das Vorhandensein des mächtig entwickelten Fusses, dieses Bewegungsorganes κατ' ἐξοχήν, bei der grossen Mehrzahl der Muscheln genügt, um jene Ansicht sicher zu begründen.

In der Beschreibung der stark ausgebildeten Fussmuskulatur kann ich mich kurz fassen, da diese Verhältnisse bereits von Pelseneer (1891 p. 158) vollständig richtig und genügend ausführlich

¹⁾ Es beruht auf einem Irrtum, wenn Thiele (1897 p. 656) angiebt, dass auch Lang (l. c.) die Lamellibranchier von einer festsitzenden Stammform ableite.

dargestellt worden sind. Ich finde also bei beiden untersuchten Species in jeder Körperseite:

1) einen schwachen, vom Fuss nach vorn und dorsalwärts verlaufenden *M. protractor pedis*, der sich lateralwärts hinter dem vorderen Adductor an der Schale ansetzt;

2) einen ebenfalls noch etwas nach vorn gerichteten *M. retractor pedis anterior*, dessen Ansatzstelle dicht hinter derjenigen des *M. protractor* liegt;

3) einen bei *L. sulculata* senkrecht dorsalwärts, bei *M. chilensis* etwas mehr nach hinten aufsteigenden *M. elevator pedis*, der sich etwas hinter- und medialwärts von dem vorigen an der Schale inseriert;

4) endlich einen schräg nach hinten und dorsalwärts gerichteten *M. retractor pedis posterior*, dessen langgestreckte Ansatzstelle sich der Hauptsache nach vor dem hinteren Schliessmuskel befindet.

Die Grössenverhältnisse der genannten Muskeln zu einander kann man unter Benutzung der obigen Nummern ungefähr durch folgende Formel ausdrücken:

$$4 > 3 > 2 > 1.$$

Die Gesamtheit aller dieser Muskeln war jedenfalls schon bei den ältesten Urformen der Mollusken als dorso-ventraler Retractor des Fusses entwickelt, und man kann wohl Pelseneer Recht geben, wenn er (1891 p. 235) sie mit dem Kolumellar-Muskel der Gastropoden homologisiert¹⁾.

Im Anschluss an sie seien noch einige kleinere Körpermuskeln, sowie die Adductoren besprochen.

So findet sich ständig ein schwaches Muskelbündel, das jederseits von der Mundöffnung und dem Anfangsteil des Oesophagus aus dorsalwärts verläuft und sich hier mit der Masse des *M. retractor pedis anterior* vereinigt; ich will diese Muskelstränge im Hinblick auf ihre Funktion als *Mm. retractores oris* bezeichnen. Ferner sind dicht hinter dem vorderen Adductor und etwas lateralwärts auf jeder Seite einige wenig beträchtliche, von der Hautmuskulatur zum Rücken hinziehende Muskeln vorhanden, welche vordere Dorsoventralmuskeln heissen mögen im Gegensatz zu einem ähnlichen Muskelpaar, das nahe am hinteren Ende der Visceralmasse dieselbe lateralwärts durchsetzt, ohne mit den Fussmuskeln in direkter Beziehung zu stehen: den hinteren Dorsoventralmuskeln.

¹⁾ Allerdings dürfte kaum die ganze Muskelmasse, sondern nur ein grosser Teil von ihr dem Kolumellarmuskel der Gastropoden entsprechen.

Was nun die Schliessmuskeln anbetrifft, so sind vorderer und hinterer ungefähr gleich stark entwickelt. Der erstere bietet bei beiden Species eine dorsoventral etwas verlängerte, ovale Aussatzfläche dar; der letztere aber verhält sich bei *M. chilensis* und *L. sulculata* verschieden: bei jener besitzt er nämlich einen ungefähr kreisrunden Querschnitt, während er bei dieser dorsoventral sehr stark komprimiert erscheint. Wie auch Pelseneer (1891 p. 155) berichtet, lassen besonders deutlich die vorderen Schliessmuskeln eine Sonderung in zwei differente, schon makroskopisch wohl unterscheidbare Abschnitte erkennen. Mikroskopisch erweisen sich die Fasern der im vorderen Adductor vorn, im hinteren hinten gelegenen Partie als etwas dicker und mit Hämatoxylin stärker färbbar, wie diejenigen der anderen, mehr nach dem Centrum des Tierkörpers zu gelegenen Anteile. Auch scheinen die Kerne und Protoplasmareste bei jenen dickeren Muskelfasern durchgehends ausserhalb der mächtig entwickelten, kontraktile Substanz¹⁾ zu liegen, während die Fasern der anderen, die Hauptmasse des Schliessmuskels ausmachenden Partie sich histologisch gar nicht von der übrigen Muskulatur des Körpers unterscheiden. Ihnen gegenüber erweisen sich also die dicken Fasern der vorderen resp. hinteren Portion entschieden als weiter spezialisiert; und es ist Grund zu der Annahme vorhanden, dass sich diese Spezialisierung und damit die Differenzierung der ganzen Schliessmuskelmasse in zwei Partien im Anschluss und in der Anpassung an ganz bestimmte Funktionen vollzogen hat. Zunächst ist zu bemerken, dass infolge ihrer dem Schalenrand mehr genäherten Lage die dickfaserige Portion jedes Schliessmuskels im grossen und ganzen viel kürzer ist als der dünnfaserige Abschnitt. Wenn jene Partie daher durch ihre Kontraktion Arbeit leistet, so ist der dabei zurückgelegte Weg verhältnismässig grösser, als wenn sich diese um dieselbe Strecke verkürzt. Da beide Muskelabschnitte nun verhältnismässig dieselbe Arbeit verrichten, so verhalten sich natürlich ihre Kraftleistungen umgekehrt; aber auch hier war es, wie ja so oft im Tierreich, weniger die Funktion der Arbeitsleistung, als vielmehr grade diejenige der Wegleistung, welche eine besonders starke Entwicklung der kontraktile Substanz bedingte. So mag sich schon frühzeitig die dickfaserige Portion jedes Schliessmuskels einer grösseren Wegleistungsfähigkeit angepasst haben. Und indem sich dann diese funktionelle Eigentümlichkeit weiter bei ihr vertiefte,

¹⁾ Eine deutliche Querstreifung dieser kontraktile Substanz, wie sie Pelseneer (1891 p. 155) beschreibt, habe ich an meinem Material nicht nachweisen können.

mag diese Portion schliesslich allein und vornehmlich denjenigen Specialfunktionen der Schliessmuskeln gedient haben, die eine besonders grosse Wegleistung erforderten, wie dies z. B. bei einem schnellen und plötzlichen Schluss der Schalenklappen der Fall ist¹⁾, während dem dünnfaserigen Abschnitt hauptsächlich die mit grosser Arbeitsleistung verbundenen Funktionen zufielen, z. B. die Aufgabe, die Schalen fest und dauernd geschlossen zu halten.

An der Ansatzstelle der Schliessmuskeln — und auch anderer Muskeln — an der Schale habe ich häufig jene von Felix Müller (1885 p. 220 Fig. 13) ebenfalls bei Anodonta gesehene, eigentümliche „Stäbchenschicht“ beobachten können. Dieselbe stellt eine zwischen den vielverzweigten Muskelfaserenden und der Schale gelegene, beiderseits von deutlichen Membranen begrenzte, dünne Schicht dar, die in der Zugrichtung der Muskelfasern fein gestreift erscheint. Da innerhalb dieser Schicht hier und da Zellen vorhanden sind, und dieselbe an den Grenzen der Muskelansätze kontinuierlich in das Epithel der übrigen Körperoberfläche übergeht, so kann wohl kein Zweifel darüber bestehen, dass sie überhaupt nichts anderes als eine fibrillär in der Richtung des Muskelzuges differenzierte Partie des Körperepithels ist. Allein mit dem physiologischen Unterschiede, dass sie nicht nur wie die gewöhnlichen Mantel-epithelien Schalenstoff secerniert, sondern zugleich auch den innigen Zusammenhang zwischen Muskel und Schale vermittelt, indem sich ihre distalen Regionen direkt in Schalensubstanz umwandeln. Es sei noch bemerkt, dass auch überall da, wo sich an Muskelansätzen eine solche Stäbchenschicht nicht nachweisen lässt, zwischen den Muskelfaserenden dennoch einige Reste des Körperepithels in Gestalt einzelner Zellen bemerklich sind, deren Protoplasmaleib nach aussen zwar wenig deutlich begrenzt erscheint, deren runde Kerne sich aber auf den ersten Blick hin scharf von den langgestreckten Muskelfaserkernen unterscheiden.

¹⁾ Ich will hier bemerken, dass auch Pelseneer (1891 p. 231) eine derartige Specialfunktion der dickfaserigen Schliessmuskelpartien vermutet, ohne diese Ansicht aber näher zu begründen.

Chronologisches Verzeichnis der citierten Litteratur.

NB. Die innerhalb eines Jahres erschienenen Abhandlungen sind alphabetisch nach den Namen der Verfasser geordnet. Wo in einem Jahre zwei von demselben Autor herrührende Arbeiten vorhanden sind, habe ich sie — wie auch im Text — durch Buchstaben (a, b u. s. w.) von einander unterschieden. Die mit † bezeichneten Abhandlungen haben mir nicht im Original vorgelegen.

-
- 1711. Réaumur, De la formation et de l'accroissement des coquilles des animaux. Hist. de l'Acad. Roy. des Sc. Paris 1711, Mém. année 1709.
 - 1712. Mery, Remarques faites sur la Moule des Estangs. Hist. de l'Acad. Roy. des Sc. Paris 1712, Mém. année 1710.
 - 1718. Réaumur, Éclaircissement de quelques difficultés sur la formation et l'accroissement des coquilles. Hist. de l'Acad. Roy. des Sc. Paris 1718, Mém. année 1716.
 - 1769. Hérissant, Éclaircissement sur l'organisation jusqu'ici inconnue d'une quantité considérable des productions animales. Hist. de l'Acad. Roy. des Sc. Paris 1769, Mém. année 1766.
 - †1808. Bournon, Traité complet de la chaux carbonatée et de l'arragonite Vol. III, Londres. Auszug von Nöggerath im Arch. f. Naturg. Jahrgg. XV Bd. I, 1849, p. 209.
 - 1832. Des Moulins, Description d'un nouveau genre de coquille vivante, bivalve des mers du Chili. Actes de la Soc. Linnéenne de Bordeaux. T. V.
 - 1832. Sowerby, Genus Solenella. Proc. of the Comm. of Sc. of Zool. Soc. of London, II.
 - 1834. Quoy et Gaimard, Zoologie. Voyage de découvertes de l'Astrolabe. T. III.
 - 1835. Lamarck, Histoire naturelle des animaux sans vertèbres, II. Éd. par Deshayes et Milne Edwards. T. VI, Paris.
 - 1839—1853. Deshayes, Traité élémentaire de Conchyliologie. T. II, Paris.
 - †1840. Picard, Histoire des Mollusques terrestres et fluviatiles. Bull. de la Soc. Linnéenne du Nord de la France. T. I.
 - 1841. Garner, On the anatomy of the Lamellibranchiata Conchifera. Transact. of the Zool. Soc. of London. Vol. II.
 - 1842. Möller, Index Molluscorum Groenlandiae.
 - 1843, 1844 u. 1847. Carpenter, On the microscopic structure of shells. Rep. of the Brit. Assoc.
 - 1844. Bowerbank, On the structure of the shells of molluscous and conchiferous animals. Trans. of Micr. Soc. I. London.

1845. Philippi, Bemerkungen über einige Muschelgeschlechter, deren Tiere wenig bekannt sind. Arch. f. Naturg. Jahrgg. XI Bd. I.
1845. Schmidt, C., Zur vergleichenden Physiologie der wirbellosen Tiere. Braunschweig.
1846. Lovén, Index Molluscorum litora Scandinaviae occidentalia habitantium.
1846. Meckel, Micrographie einiger Drüsenapparate der niederen Tiere. Arch. f. Anat., Physiol. und wissenschaftl. Med., Jahrg. 1846.
- †1848. Deshayes, Histoire naturelle des Mollusques (Explor. d'Algérie).
1848. Leuckart, Über die Morphologie und die Verwandtschaftsverhältnisse der wirbellosen Tiere. Braunschweig.
1848. Lovén, Bidrag till kännedom om utveclingen af Mollusca Acephala Lamellibranchiata. Kongl. Vetensk. Akad. Handl. II. Übersetzung von Creplin im Arch. f. Naturg. Jahrgg. XV. Bd. I 1849.
- 1851—1856. Woodward, A manual of the Mollusca. London.
1852. Gould, Mollusca and Shells. U. S. Explor. Exped. Vol. XII.
1855. Clark, A history of the British marine testaceous Mollusca.
1856. Meckel, Microgeologie. Berlin.
1856. Schlossberger, Chemie der Gewebe. Leipzig und Heidelberg.
1857. Semper, Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Pulmonaten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. VIII.
1858. v. Hessling, Über die Ursachen der Perlbildung bei Unio margaritifer. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. IX.
1858. Kölliker, Untersuchungen zur vergleichenden Gewebelehre. Verh. d. Phys.-Med. Gesellsch. in Würzburg. Bd. VIII.
1859. v. Hessling, Die Perlmuscheln und ihre Perlen. Leipzig.
1859. Huxley, Tegumentary organs. Todd, Cyclopaedia of Anat. and Physiol. Vol. V Suppl.
1862. Bronn, Kopflose Weichtiere. Bronn, Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Bd. III, 1.
- 1862—1866. Keferstein, Kopftragende Weichtiere. Bronn, Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Bd. III, 2.
1870. Reeve, Monograph of the genus Solenella and Neilo. Conchologia iconica. XVIII.
1872. Sars, On some remarkable forms of animal life I. Christiania.
- †1875. Brooks, On an organ of special sense in Lamellibranchiate genus Yoldia. Proc. Am. Ass. Adv. Sc. for 1874. T. XXIII.
1875. v. Ihering, Über die Entwicklungsgeschichte der Najaden. Sitzungsber. d. Naturf. Ges. zu Leipzig. Jahrgg. 1874.
1876. Leydig, Die Hautdecke und Schale der Gastropoden. Arch. f. Naturg. Jahrgg. XLII Bd. I.
1876. Rabl, Entwicklungsgeschichte der Malermuschel. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. X.
1877. Huxley, A manual of the anatomy of invertebrated animals. London. Deutsche Ausgabe von Spengel: Grundzüge der Anatomie der wirbellosen Tiere, Leipzig 1878.
1877. v. Ihering, Zur Morphologie der Niere der sogenannten „Mollusken“. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXIX.

1877. v. Nathusius-Königsborn, Untersuchungen über nicht celluläre Organismen. Berlin.
1877. Holman Peck, The minute structure of the gills of Lamellibranch Mollusca. Quart. Journ. of Micr. Sc. Vol. XVII.
1878. Sars, Mollusca regionis arcticae Norvegiae. Bidrag til Kundskaben om Norges artske Fauna. Christiania.
1880. Hatscheck, Über Entwicklungsgeschichte von Terebratulina. Arb. a. d. zool. Inst. d. Univ. Wien, Tom. III Heft 1.
1881. Mitsukuri, On the structure and significance of some aberrant forms of Lamellibranchiate gills. Quart. Journ. of Micr. Sc. Vol. XXI. Auszug in: Analyse des Arch. de Zool. expér. T. IX Not. et rev. XXIX p. 59.
1881. Tullberg, Studien über den Bau und das Wachstum des Hummerpanzers und der Molluskenschalen. Kongl. Swensk. Vetensk. Akad. Handl. Ny Följd I, Bd. XIX Stockholm 1882.
1882. Carrière, Die Drüsen im Fusse der Lamellibranchiaten Arb. a. d. zool.-zoot. Inst. in Würzburg. Bd. V.
1883. Ray Lankester, Mollusca. Encyclopaedia Britannica 9. Ed. Vol. XVI.
1884. Fischer, Une nouvelle classification des Bivalves. Journ. d. Conchyl. Paris 3. Sér. T. XXIV Vol. XXXII.
1884. Neumayr, Zur Morphologie des Bivalvenschlosses. Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wiss. Jahrgg. 1883 Bd. LXXXVIII Abt. 1. Wien.
1885. Barrois, Les glandes du pied et les pores aquifères chez les Lamellibranches. Lille.
1885. Ehrenbaum, Untersuchungen über die Struktur und Bildung der Schale der in der Kieler Bucht häufig vorkommenden Muscheln. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLI.
1885. Müller, F., Über die Schalenbildung bei Lamellibranchiaten. Zool. Beitr. von A. Schneider. Bd. I Heft 3.
1885. Ziegler, Über die Entwicklung von Cyclas cornea Lam. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLI.
1886. Cattie, Les Lamellibranches recueillis dans les courses du Willem Barents. — Bijdragen tot de Dierkunde 13. Aflew. Amsterdam.
1886. Thiele, Die Mundlappen der Lamellibranchiaten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLIV.
1887. Fischer, Manuel de Conchyliologie. Paris.
1888. Conrath, Über einige silurische Pelecypoden. Sitzungsber. d. Math.-Naturw. Kl. d. K. Akad. d. Wiss. Jahrgg. 1887 Bd. XCVI. Abt. 1. Wien.
1888. Egger, Jouannetia Cumingii Sow. Arb. a. d. zool.-zoot. Inst. in Würzburg Bd. VIII Heft 2 (1887).
1888. Grobben, Die Pericardialdrüse der Lamellibranchiaten. Arb. a. d. zool. Inst. d. Univ. Wien. T. VII.
1888. Lang, Über den Einfluss der festsitzenden Lebensweise auf die Tiere.
1888. Pelseneer, Report on the anat. of the deep-sea Moll. coll. by H. M. S. Challenger in the years 1873—1876 II. Pelecypoda.
1888. Rawitz, der Mantelrand der Acephalen I. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XXII.

1888. Sharp, Remarks on the phylogeny of the Lamellibranchiata. Proc. of the Acad. of Nat. Sc. of Philadelphia.
1889. Dall, On the hinge of Pelecypods and its development with attempt toward a better subdivision of this group. Am. Journ. of Sc. Ser. 3. Vol. XXXVIII.
1889. Mabille et Rochebrune, Mollusques. Mission Cap Horn.
1889. a) Ménégau, Coeur et branchies de la *Nucula nucleus*. Bull. d. l. Soc. Phil. Sér. 8, T. I.
1889. b) Ménégau, Sur la branchie les Lamellibranches. Bull. d. l. Soc. Phil. Sér. 8, T. I N. 4.
1889. Pelseneer, Sur la classification phylogénétique les Pélécy-podes. Commun. prélim. Bull. Scientif. d. l. France et d. l. Belgique p. M. Giard. Vol. XX.
- † 1889. Simroth, Über einige Tagesfragen der Malacozoologie. Zeitschr. f. Naturw. Halle. Bd. LXII.
- † 1890. Jackson, Phylogeny of the Pelecypoda. The Aviculidae and their allies. Mem. Bost. Soc. Nat. Hist. Vol. IV.
- † 1890. Ménégau, Recherches sur la circulation des Lamellibranches marins. Thèse. Besançon.
1890. Moynier de Villepoix, Sur la réfection du test chez l'Anodonte. Compt. rend. des séances de l'Acad. des Sc. T. CXI. Paris.
1890. Neumayr, Über die Herkunft der Unioniden. Sitzungsber. der Math.-Naturw. Kl. d. K. Akad. d. Wiss. Jahrgg. 1889. Bd. XCVIII. Abt. 1, Wien.
1890. Rawitz, Der Mantelrand der Acephalen, II. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XXIV.
1890. Steinmann und Döderlein, Elemente der Palaeontologie. Leipzig.
- † 1891. Frech, Die devonischen Aviculiden Deutschlands. Abhandl. z. geol. Specialkarte v. Preussen. Bd. IX, Heft 3. Berlin.
1891. Moynier de Villepoix, Note sur l'accroissement de la coquille de l'*Helix aspersa*. Compt. rend. des séances de l'Acad. des Sc. T. CXIII. Paris.
1891. Neumayr, Einteilung der Bivalven. Denkschr. d. K. Wiener Akad. d. Wiss. Math.-Naturw. Kl. Bd. LVIII.
1891. Pelseneer, Contribution à l'étude des Lamellibranches. Arch. de Biol. T. XI.
1892. v. Martens, Unio, an welcher ein Stück in der Wirbelgegend abgesprengt war. Sitzungsber. d. Ges. naturf. Fr. Berlin. Jahrgg. 1893, No. 6.
- † 1892. a) Moynier de Villepoix, Sur la réparation de la coquille chez l'*Helix aspersa*. Bull. d. l. Soc. Zool. d. France. 21. janvier.
- † 1892. b) Moynier de Villepoix, Sur la mode de production des formations calcaires des Mollusques, Mém. d. l. Soc. d. Biol. février.
1892. c) Moynier de Villepoix, Recherches sur la formation et l'accroissement de la coquille des Mollusques. Journ. de l'Anat. et de la Physiol. XXVIII. année. Paris.
1892. Rawitz, Der Mantelrand der Acephalen, III. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XXVII.
1892. Thiele, Zur Phylogenie des Byssusapparates der Lamellibranchier. Verh. d. zool. Gesellsch.

1893. Grobben, Zur Kenntniss des Baues von Cnspidaria. Arb. a. d. zool. Inst. d. Univ. Wien. T. X.
1893. Korschelt und Heider, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Heft 3. Jena.
1893. Thiele, Beiträge zur Kenntniss der Mollusken, II. Über die Mollusken-schale. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LV.
1893. Woodward, Classification of the Pelecypoda. Ann. and Mag. of Nat. Hist. Ser. 6, Vol. XI.
1894. Grobben, Zur Kenntniss der Morphologie, der Verwandtschaftsverhältnisse und des Systems der Mollusken. Sitzungsber. d. Math.-Naturw. Kl. d. K. Akad. d. Wiss. Jahrgg. 1894. Wien.
1894. Lang, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere. Jena.
1895. Boutan, Recherches sur le byssus des Lamellibranches. Arch. de Zool. expér. Sér. 3, T. III.
1896. Brooks and Gilman Drew, Notes on the anatomy of Yoldia. (Abstract of part of a paper reported to the National Academy of Sciences, April 23, 1896) Johns Hopkins Univ. Circ. Vol. XV, N. 126.
Auch in den Ann. and Mag. of Nat. Hist. Ser. 6, No. 106, 1896.
1896. Plate, Bemerkungen über die Phylogenie und die Entstehung der Asymmetrie der Mollusken. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ont. Bd. IX.
1897. Rice, Die systematische Verwendbarkeit der Kiemen bei den Lamelli-branchiaten. Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. XXXI, Heft 1.
1897. Stempell, Vorläufige Mitteilung über die Anatomie von Leda sulculata Gould. Sitzungsber. d. Ges. naturf. Fr. Berlin. Jahrgg. 1897, No. 2.
1897. Thiele, Beiträge zur Kenntniss der Mollusken, III. Über Hautdrüsen und ihre Derivate. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXII, Heft 4.
-

Thesen.

I.

Die Gastrulation lässt sich morphologisch nicht überall auf den einheitlichen Typus der Invagination zurückführen.

II.

Die Bivalven stammen von einer ursprünglich freibeweglichen Stammform ab.

III.

Die cirkumrektale Lage des Bivalvenherzens kommt dem primitiven Zustand am nächsten.

Vita.

Natus sum Carolus Ludovicus Gualterus Stempell Berolini a. d. XVII. Kal. Septembres anni huius saeculi LXIX. patre Ludovico, quo superstite gaudeo, matre Ludovica e gente di Simoni, cuius mortem pio animo lugeo.

Fidei addictus sum evangelicae. Gymnasium Berolinense, quod nominatur „Luisenstädtisches“ frequentavi, cuius postquam in secundam classem perveni, de studiis decessi. Deinde medicinae tabernae alumnus arti remedia salutaria componendi me dedidi, valetudinis imbecillitate autem ab hoc officio recedere coactus sum. Tum per tres annos et sex menses in mercatura libraria versatus sum, quo spatio intermisso cum odio quodam commercii tum magna animi inclinatione ad eas disciplinas, quae naturae investigatione continentur, commotus literarum studium rursus ingressus sum. Anno huius saeculi LXXXIII. extraneus in Gymnasio Spandoviensi maturitatis testimonium adeptus numero civium huius Universitatis adscriptus primum apud Ordinem Philosophorum nomen professus sum, deinde ad Ordinem Medicorum transii quattuorque spatiis semestribus post tentamine physico perfunctus rursus ad Ordinem Philosophorum me retuli.

Praeceptores mihi erant viri illustrissimi: du Bois-Reymond (†), Dames, Dessoir, Döring, Engler, Fischer, Grawitz, Heider, Hertwig, Heymons, Kny, Landolt, de Martens, Moebius, Paulsen, Plate, Rawitz, F. E. Schulze, Schwendener, Seeliger, Stumpf, H. Virchow, Waldeyer, Warburg, Zeller.

Quibus omnibus viris gratias ago quam maximas, imprimis vero F. E. Schulze, viro clarissimo.
